



Máster Internacional en  
GESTIÓN PESQUERA SOSTENIBLE  
(6ª edición: 2015-2017)

TESIS

presentada y públicamente defendida  
para la obtención del título de

MASTER OF SCIENCE

Análisis de los efectos maternos en la  
productividad de *Sebastes fasciatus*  
Storer, 1856  
y su efecto en el reclutamiento en Flemish  
Cap (NE América)

FRANCISCO GONZÁLEZ CARRIÓN  
Junio 2017

 <b>Universitat d'Alacant</b> <b>Universidad de Alicante</b>	 <b>GOBIERNO DE ESPAÑA</b> <b>MINISTERIO DE AGRICULTURA, ALIMENTACIÓN Y MEDIO AMBIENTE</b>	 <b>CIHEAM</b> <b>Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza</b>
<b>MASTER EN GESTIÓN PESQUERA SOSTENIBLE</b> (6ª edición: 2015-2017)		

# **Análisis de los efectos maternos en la productividad de *Sebastes fasciatus* Storer, 1856 y su efecto en el reclutamiento en Flemish Cap (NE América)**

Francisco González Carrión

**TESIS PRESENTADA Y PUBLICAMENTE  
DEFENDIDA PARA LA OBTENCION  
DEL TITULO DE  
MASTER OF SCIENCE EN  
GESTIÓN PESQUERA SOSTENIBLE**

Alicante, a 1 de junio de 2017



# **Análisis de los efectos maternos en la productividad de *Sebastes fasciatus* Storer, 1856 y su efecto en el reclutamiento en Flemish Cap**

Francisco González Carrión

Trabajo realizado en el Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC) de Vigo, bajo la dirección del Dr. Juan Francisco Saborido Rey.

Y presentado como requisito parcial para la obtención del Diploma Master de Ciencias en Gestión Pesquera Sostenible otorgado por la Universidad de Alicante a través de Facultad de Ciencias y el Centro Internacional de Altos Estudios Agronómicos Mediterráneos (CIHEAM) a través del Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (IAMZ).

Vº Bº Director



Fdo: Dr. Juan Francisco Saborido Rey

Autor



Fdo: Francisco González Carrión

Vigo, a 30 de Mayo de 2017



## **AGRADECIMIENTOS**

A lo largo de este año han sido numerosas las personas que han hecho posible que este trabajo saliese adelante, en especial al equipo de ecología pesquera del Instituto de Investigaciones Marinas. A todos ellos mi agradecimiento. En especial destacar:

Equipo de científicos del buque Vizconde de Eza, Con ellos se comenzó con la extracción de las muestras, mención especial a Jose Lorenzo, Luis Outeiro, Rafael Bañón, Yolanda Pedrosa, Nair, Alba, y Javier. Al Dr. Juan Francisco Saborido Rey, director de la tesis, por darme la oportunidad de iniciarla, por resolver cada una de las dudas que surgieron en el camino, por su capacidad de guía y orientación, por su infinita paciencia y por su estricta corrección, sin los cuales no se podría haber llevado a cabo dicha tesis. A Sonia Rábadae, Mariña Fabeiro, Carlos Carballeira y Mónica Mandado por todas las dudas resueltas en el trabajo de laboratorio, tratamiento de muestras y apoyo moral, sin las cuales, no podría haber realizado este trabajo. Al Dr. Alexandre Alonso y al Dr. Jaime Otero por su ayuda y dedicación a introducirme en el mundo de la estadística y por tantas y tantas dudas resueltas. En especial a Alex, por su ayuda tanto en tierra como en mar y por su amabilidad en la foto de grupo. De todos vosotros me llevo muchos conocimientos y sobre todo y más importante, vuestra amistad, gracias. Destacar a las personas que amenizaron estos dos años de máster, mis amigos, en especial a Carla, Salva, Ivan y Ángel, junto con mis compañeras de fatigas, Jessica y Cristina por todas esas risas y agobios.

Por último, pero no menos importantes, agradecer el apoyo de mi familia, tíos, primos, abuelos, padres y mi hermana, pero especialmente a mi abuelo Domingo, de corazón, gracias, os quiero.



## RESUMEN

Flemish Cap es un caladero que se encuentra en el Noreste de Norte America, a 300 millas de la Isla de Terranova. La fecundidad de *Sebastes fasciatus* en Flemish Cap se analizó en relación con diferentes características maternas durante los años 2000, 2007, 2015 y 2016. La fecundidad potencial promedio se estimó en 36000 ovocitos con una fecundidad relativa de 73 ovocitos g<sup>-1</sup>. La fecundidad varió significativamente con la talla y con el peso eviscerado de la hembra, mientras que con el factor de condición tuvo poca influencia. El modelo completo reflejó que a mayor índice de condición de la hembra la fecundidad potencial se incrementó, por lo que el factor de condición afectó significativamente a la fecundidad. El diámetro del ovocito promedio se estimó en 0.56 mm. El diámetro del ovocito varió significativamente con la talla y con el peso eviscerado de la hembra, mientras que con el factor de condición tuvo poca influencia, aunque con un valor interpretable. Se analizó la dinámica de la población mediante el tratamiento de índices de potencial reproductivo (TEP) y se compararon otros índices de biomasa y abundancias con el reclutamiento para ver la relación stock – reclutamiento (Modelos de Ricker). Los índices de potencial reproductivo que mejoraron la relación stock – reclutamiento (SSB beaked redfish – reclutamiento) fueron la biomasa de hembras maduras (FSSB), abundancia de hembras maduras, abundancia de hembras maduras mayores de 25 cm y la abundancia de hembras maduras mayores de 30 cm.

**Palabras clave:** *Sebastes fasciatus*, Flemish Cap, fecundidad potencial, reclutamiento

## ABSTRACT

Fecundity of *Sebastes fasciatus* was analyzed in relation to several maternal features during 2000, 2007, 2015 and 2016. The mean potential fecundity was estimated to be 36000 oocytes and relative fecundity average 73 oocytes. Fecundity varied significantly with female length and gutted weight, while condition had little influence on fecundity variation. The model complete showed that a higher female condition index the potential fertility increased, so the condition factor significantly affected fertility. Mean oocyte diameter was estimated to be 0.56 mm. Oocyte diameter varied significantly with female length and gutted weight, while condition had little influence on fecundity variation, although with an interpretable value. Population dynamics were analyzed through treatment of reproductive potential indexes (TEP) and other abundance or biomass indexes were compared with recruitment to see stock – recruitment relationship (Ricker model). The reproductive potential indexes that improved the relationship stock – recruitment (SSB beaked redfish – recruitment) were mature females biomass (FSSB), abundance of mature females, abundance of mature females greater than 25 cm and the abundance mature females greater than 30 cm.

**Key words:** *Sebastes fasciatus*, Flemish Cap, potential fecundity, recruitment





## INDICE

<b>AGRADECIMIENTOS .....</b>	<b>i</b>
<b>RESUMEN .....</b>	<b>ii</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>ii</b>
<b>INDICE.....</b>	<b>iii</b>
<b>INDICE DE FIGURAS .....</b>	<b>v</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
1.1. Antecedentes del problema, justificación y objetivos del trabajo .....	1
1.1.1. Antecedentes del problema .....	1
1.2. Biología de <i>S. fasciatus</i> .....	2
1.2.1. Morfología.....	2
1.2.2. Distribución.....	3
1.2.3. Crecimiento .....	5
1.2.4. Reproducción .....	6
1.3. Reclutamiento y factores que lo determinan.....	8
1.4. Potencial del stock reproductivo y efectos maternos .....	9
1.4.1. Rasgos de historia vital y plasticidad fenotípica .....	9
1.4.2. Esfuerzo reproductivo and trade-offs .....	10
1.4.3. Potencial reproductivo del stock y efectos maternos.....	11
1.4.4. Efecto de la pesca sobre efectos maternos y reclutamiento.....	12
1.4.5. Justificación y objetivos del trabajo .....	13
<b>2. MATERIAL Y METODOS .....</b>	<b>15</b>
2.1. Área de estudio: Flemish Cap .....	15
2.2. Campaña de investigación. ....	16
2.2.1. Diseño de la campaña.....	18
2.2.2. Muestreo biológico (MUBI).....	19
2.3. Muestreo dirigido FC16.....	20
2.4. Procesado de gónadas .....	20
2.4.1. Histología .....	20
2.4.2. Formación y desarrollo de las gónadas .....	21
2.5. Fecundidad y calidad de los huevos.....	26
2.6. Ojivas de madurez.....	29
2.7. Producción total de huevos .....	29
2.8. Relación stock-reclutamiento.....	30
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>33</b>

3.1.EFECTOS MATERNALES .....	33
3.1.1. Fecundidad potencial.....	33
3.1.2. Fecundidad relativa .....	37
3.1.3. Promedio diámetro .....	41
3.1.4. Peso de la gónada .....	45
3.1.5. Modelo múltiple o completo (Fecundidad) .....	49
3.1.6. Modelo múltiple o completo (Promedio diámetro) .....	51
3.2.PRODUCCIÓN DE HUEVOS Y RECLUTAMIENTO .....	53
3.2.1. Tendencia temporal en abundancia y biomasa de <i>S. fasciatus</i> .....	53
3.2.2. Producción de huevos.....	56
3.2.3. Reclutamiento .....	59
<b>4. DISCUSIÓN .....</b>	<b>61</b>
4.1.Efectos maternos .....	61
4.2.Energética .....	63
4.3.Calidad .....	64
4.4.TEP y efectos sobre el reclutamiento.....	65
4.5.Impacto de la pesca.....	67
4.6.Implicaciones en la gestión .....	68
4.7.Cambio climático y pesca .....	69
4.8.Epílogo.....	69
<b>5. CONCLUSIONES .....</b>	<b>71</b>
<b>6. BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>73</b>

## INDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.-</b> Músculo de la vejiga natatoria en <i>S. fasciatus</i> .	3
<b>Figura 2.-</b> Distribución de <i>S. fasciatus</i> .	4
<b>Figura 3.-</b> Biomásas de las tres especies de <i>Sebastes</i> en Flemish Cap. Casas J.M & D. González. (2005)	5
<b>Figura 4.-</b> Patrón de crecimiento de las especies de <i>Sebastes</i> en Flemish Cap.	6
<b>Figura 5.-</b> Mapa de Flemish Cap.	15
<b>Figura 6.-</b> Patrón de corrientes dominantes en el Atlántico Noroeste.	16
<b>Figura 7.-</b> Estratificación de Flemish Cap.	17
<b>Figura 8.-</b> Diseño de cuadrículas por estrato para la selección de pescas.	18
<b>Figura 9.-</b> Cortes histológicos de las gónadas. Desarrollo ovocítico: a) Ovocitos en crecimiento primario, b) ovocito en alveolos corticales, c,d y e) desarrollo de la vitelogénesis, f) Núcleos migratorios.	24
<b>Figura 10.-</b> Cortes histológicos de las gónadas. a) Larva en el comienzo del estado de cuerpo embrionario y folículo postovulatorio, b) Larva al final del estado del cuerpo embrionario, donde ya se distingue el cerebro y los ojos, c,d y e) Larva donde se identifica la pigmentación retinal y el tubo digestivo, pero aún conserva vitelo, f) Larva próxima a la puesta. Tubo digestivo totalmente formado, boca abierta. Carece de vitelo, g) Postpuesta, h) Recuperación.	25
<b>Figura 11.-</b> Imágenes mostrando los diferentes pasos de la rutina semiautomática para contar y medir ovocitos. (a) Imagen digital original de los ovocitos antes del análisis. (b) La misma imagen con una capa binaria sobrepuesta (capa roja) que muestra el área seleccionada para realizar las mediciones y los conteos. (c) Imagen binaria después de aplicar los algoritmos de segmentación y que muestra a los ovocitos individuales (contornos azules). (d) Ejecución de las mediciones automáticas de los objetos binarios (i.e., los ovocitos; capa rosa).	28
<b>Figura 12.-</b> Box plot de la fecundidad potencial para cada uno de los años.	33
<b>Figura 13.-</b> Fecundidad de <i>S. fasciatus</i> en relación con las características maternas: Talla, peso eviscerado y factor de condición (K).	35
<b>Figura 14.-</b> Box plot de la fecundidad relativa para cada uno de los años.	37
<b>Figura 15.-</b> Fecundidad relativa de <i>S. fasciatus</i> en relación con las características maternas: Talla, peso eviscerado y factor de condición (K).	39
<b>Figura 16.-</b> Box plot del diámetro del ovocito para cada uno de los años.	41
<b>Figura 17.-</b> Diámetro del ovocito de <i>S. fasciatus</i> en relación con las características maternas: Talla, peso eviscerado y factor de condición (K).	43
<b>Figura 18.-</b> Box plot del peso de la gónada para cada uno de los años.	45
<b>Figura 19.-</b> Peso de la gónada de <i>S. fasciatus</i> en relación con la talla y el diámetro de los ovocitos.	47
<b>Figura 20.-</b> Modelo Lineal Generalizado (fecundidad ~ talla + peso eviscerado + factor de condición. Relación valores observados de fecundidad y valores predichos.	49
<b>Figura 21.-</b> Representación modelo lineal generalizado para un valor fijo del peso eviscerado y de K.	50
<b>Figura 22.-</b> Predicción del modelo para un valor fijo del peso eviscerado y 3 valores diferentes de K.	50
<b>Figura 23.-</b> Modelo Lineal Generalizado (Diámetro ovocito ~ talla + peso eviscerado + factor de condición. Relación valores observados del diámetro del ovocito y valores predichos.	51
<b>Figura 24.-</b> Representación modelo lineal generalizado para un valor fijo del peso eviscerado y de K.	52
<b>Figura 25.-</b> Abundancia de las hembras de <i>S. fasciatus</i> en la serie histórica.	53
<b>Figura 26.-</b> L50 de <i>S. fasciatus</i> en la serie histórica.	54
<b>Figura 27.-</b> A) Abundancia de hembras maduras totales, mayores de 25 cm y mayores de 30 cm; B) proporción de hembras mayores de 25 cm y mayores de 30 cm.	56
<b>Figura 28.-</b> A) Biomasa reproductiva de hembras; B) proporción de biomasa de hembras maduras mayores de 25 cm y mayores de 30 cm.	56
<b>Figura 29.-</b> Producción total de huevos por clase de talla.	57
<b>Figura 30.-</b> A) Producción total de huevos anual y por rango de tallas; B) proporción de producción anual de huevos para hembras mayores de 25 cm y mayores de 30 cm.	57
<b>Figura 31.-</b> Variación interanual. Relación entre el reclutamiento.	58
<b>Figura 32.-</b> Mayores de 25 cm, FSSB hembras mayores de 30 cm, TEP, TEP hembras mayores de 25 cm, TEP hembras mayores de 30 cm, Abundancia de hembras maduras, Abundancia de hembras maduras mayores de 25 cm, Abundancia de hembras mayores de 30 cm. Modelo de Ricker.	60

## INDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.-</b> Diseño de estratos y cuadrículas y pescas por campaña.....	19
<b>Tabla 2.-</b> Protocolo de procesamiento de tejido gonadal usado.....	21
<b>Tabla 3.-</b> Efectos maternos de la talla, peso eviscerado y factor de condición (K) en la fecundidad potencial. Resultados modelo lineal generalizado de las variables transformadas al logaritmo. Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación fecundidad potencial con la talla, peso eviscerado y factor de condición (K).....	36
<b>Tabla 4.-</b> Efectos maternos de la talla, peso eviscerado y factor de condición (K) en la fecundidad relativa. Resultados modelo lineal generalizado de las variables transformadas al logaritmo. Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación fecundidad relativa con la talla, peso eviscerado y factor de condición (K).....	40
<b>Tabla 5.-</b> Efectos maternos de la talla, peso eviscerado y factor de condición (K) en el diámetro del ovocito. Resultados modelo lineal generalizado de las variables transformadas al logaritmo, excepto para el peso eviscerado. Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación fecundidad relativa con la talla, peso eviscerado y factor de condición (K).....	44
<b>Tabla 6.-</b> Efectos de la talla y el promedio del diámetro de los ovocitos sobre el peso de la gónada (variables talla y diámetro de los ovocitos transformadas al logaritmo). Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación peso de la gónada con la talla y el promedio del diámetro. ....	48
<b>Tabla 7.-</b> Efectos maternos en la fecundidad: resultados del modelo lineal generalizado de las variables maternas transformadas al logaritmo (excepto el año y peso eviscerado) sobre la fecundidad para el modelo completo (fecundidad ~ log(longitud) + peso eviscerado + log (factor de condición [K])). ....	51
<b>Tabla 8.-</b> Efectos maternos en el diámetro del ovocito: resultados del modelo lineal generalizado de las variables maternas transformadas al logaritmo, excepto el peso eviscerado sobre el diámetro del ovocito para el modelo completo (diámetro ovocito ~ log(longitud) + peso eviscerado + log (factor de condición [K])). ....	52
<b>Tabla 9.-</b> Parámetros de la serie histórica de <i>S. fasciatus</i> . ....	54
<b>Tabla 10.-</b> Mean Absolute Error (MAE) de la predicción de los modelos. ....	59

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Antecedentes del problema, justificación y objetivos del trabajo

#### 1.1.1. Antecedentes del problema

Gran parte de los recursos pesqueros mundiales se encuentran sobreexplotados. Históricamente, *Sebastes fasciatus* a partir de los años 30, 40 y 50, y gracias al desarrollo de la tecnología de la congelación de alimentos, comenzó a cobrar importancia a nivel comercial. Esta oleada de popularidad conlleva a un aumento de la presión pesquera de las flotas, incrementándose las capturas estadounidenses de 100 toneladas en 1930 a 130.000 en 1952, por lo que en los años 50 y 60 la especie ya estaba sobreexplotada. Se emplearon medidas reguladoras como las vedas temporales y espaciales, restricciones de artes, permisos de moratoria y requerimientos de tamaño mínimo. En el año 2012 la población de gallineta nórdica estaba reconstruida (Fran Saborido-Rey, com. per.).

Un problema que ha sido constante en la historia de Flemish Cap ha sido la inexactitud en las estadísticas de captura, ya que se producían como consecuencia, por una parte, de la sobrepesca de las cuotas nacionales de los países miembros de la NAFO y la subsiguiente no declaración de las capturas reales y, por otra parte, la presencia de una flota incontrolada perteneciente a los países no miembros, cuya declaración de capturas, cuando lo hicieron, no ofrecían garantías. Ante estas condiciones la información procedente de las campañas de investigación pesquera en Flemish Cap era la referencia más fiable sobre el estado de las poblaciones. Rusia realizó campañas anuales durante el periodo entre 1977 – 1993, pero existe una gran disparidad de resultados entre los de su campaña y ésta en los años que coincidimos. Las campañas realizadas por Canadá cubrieron el periodo entre 1977 – 1985 (Fran Saborido-Rey, com. per.).

La explotación pesquera depende exclusivamente de la productividad de la población, es decir, si las poblaciones no tienen la capacidad suficiente de incorporar nuevos individuos al stock las pesquerías dejarían de tener sentido. Comprender la biología y los mecanismos reproductivos es esencial para poder modelar la dinámica de la población y así poder proyectar un futuro esperanzador de las poblaciones explotadas, es decir, conseguir una explotación sostenible. Las pesquerías son una fuente de mortalidad, ejercen un elevado impacto en la dinámica de la población y sobre todo modifican la demografía, haciendo desaparecer peces más grandes debido a la pesca selectiva por tamaño, disminuyendo así los efectos maternos. Por tanto, es esencial entender los efectos maternos, es decir la influencia de las características maternas sobre la producción de huevos y el reclutamiento (Fran Saborido-Rey, com. per.).

En el Atlántico Norte habitan cuatro especies pertenecientes al Género *Sebastes*, todas ellas conocidas bajo el nombre de gallinetas nórdicas. Una de las peculiaridades que representan estas cuatro especies es que morfológicamente son muy semejantes entre sí, por lo que dificulta su identificación a simple vista. Debido a la dificultad para la identificación de las especies de este género muchos de los estudios que se han realizado han sido invalidados. Así, antiguamente, en el Atlántico Norte se habían descrito tan sólo 2 especies: *Sebastes marinus* (Linnaeus, 1758) y *Sebastes viviparus* Kroyer, 1845. Y tan sólo en 1951, se reconoció la existencia de otra especie, *Sebastes mentella* Travin, 1951, y en 1970 la cuarta especie en las aguas del Atlántico Norte, *S. fasciatus* Storer, 1856. Este problema es especialmente acusado en el Noroeste debido a las enormes semejanzas

morfológicas entre *S. mentella* y *S. fasciatus*, que impide distinguirlas de forma rutinaria en las capturas comerciales (Fran Saborido-Rey, com. per.).

Son especies vivíparas y de crecimiento lento, pudiendo llegar a los 100 años de edad y medir entre 20 y 50 cm en estado adulto, es decir su resiliencia puede verse afectada fácilmente por la explotación pesquera (Saborido-Rey, 1994). La pesquería dirigida a la gallineta en el Atlántico Norte comenzó a cobrar importancia pasada la Segunda Guerra Mundial, coincidiendo con el desarrollo de la industria del congelado. Las capturas europeas han ido aumentando en los últimos años, de forma paralela a la disminución de otras especies que habitan el Atlántico Norte como el bacalao y la platija americana. En algunas zonas estas especies se encuentran sobreexplotadas llegando a colapsarse y su pesquería cerrada o bajo mínimos. *S. mentella* es una especie que se ha estudiado relativamente bien y de la que hay suficiente conocimiento biológico para aplicar modelos de gestión pesquera, pero no es el caso de *S. fasciatus* (Fran Saborido-Rey, com. per.).

## **1.2. Biología de *S. fasciatus***

### **1.2.1. Morfología**

El género *Sebastes* es uno de los 8 géneros de la familia Sebastidae, perteneciente al orden de los escorpeniformes (Scorpaeniformes). La mayoría de estos se caracterizan por ser peces robustos, comprimidos y por tener la cabeza grande y espinosa. La boca es terminal, oblicua y protáctil. Los ojos son moderadamente grandes. Las espinas que se reparten por la cabeza son de un gran valor taxonómico. Poseen una única aleta dorsal, aunque discontinua, pueden observarse una primera parte espinosa con 11 – 16 espinas y una segunda con 4 – 17 radios blandos. La aleta anal posee 3 espinas y 5 – 14 radios. La aleta pectoral es grande con una base amplia, no presenta espinas y además tienen de 15 a 24 radios, de los cuales, los de la parte superior están normalmente ramificados, mientras que los de la parte inferior no, y a menudo son carnosos. La aleta pélvica tiene una única espina y 5 radios. La aleta caudal es redondeada. Las espinas de las aletas poseen sustancias tóxicas o venenosas. Presentan de 24 a 40 vértebras (Phillips, 1957; Hureau y Litvinenko, 1984; Washington *et al.*, 1984; Scott y Scott, 1988).

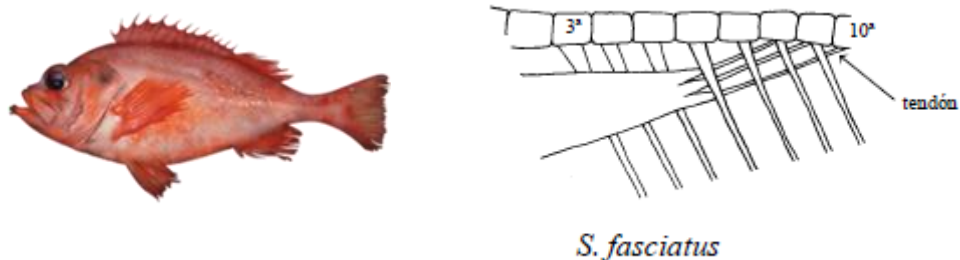
En el género *Sebastes* el hueso preorbital (lacrimonal) tiene una o dos espinas sobre la maxila. La cresta suborbital (del 2º hueso suborbital) no tiene espinas. La espina preopercular suplementaria no existe y los 5 restantes son iguales en longitud. La espina posttemporal superior está presente, pero la inferior es muy pequeña e inexistente. La sínfisis de la mandíbula inferior está más o menos desarrollada como una protuberancia redondeada o picuda. Las escamas son ctenoides (bordes serrados) y en la cabeza no existen ningún tipo de protuberancias, tentáculo o tubérculo a excepción de las espinas (Fran Saborido-Rey, com. per.).

Una de las características morfológicas más importantes de *Sebastes* es la musculatura de la vejiga natatoria. La contracción rápida de estos músculos produce un sonido que resuena en la vejiga natatoria (Hallacher, 1974).

Matsubara (1943) y Hallacher (1974) hicieron una amplia revisión taxonómica en Escorpénidos atendiendo a esta musculatura. En las cuatro especies que nos ocupan, el

extremo anterior del músculo se inserta a un borde formado por el exooccipital y el pterótico. El margen externo del músculo está conectado atrás a la cara interna del supracleitro, en el arco pélvico. El músculo de la vejiga transcurre entonces entre las costillas dorsales y las ventrales, dividiéndose en una serie de tendones que pasan por debajo de las costillas ventrales para insertarse finalmente en las vértebras o en las costillas. Se pueden dar casos de que el músculo se ramifica en varios músculos secundarios de las que salen los tendones que se han mencionado. El número de músculos, tendones y su disposición en relación a las costillas conforman un carácter taxonómico que permite distinguir las especies de *Sebastes*.

En el caso de la especie que se trata en este estudio, *S. fasciatus*, existe un sólo músculo que pasa entre las costillas 3 y 4 o entre las 4 y 5 (Ni, 1981a). En algunos casos existe otra cabeza muscular, y entonces los dos músculos pasan entre las costillas 3 y 4 y entre las 4 y 5. El músculo principal se ramifica en 1-4 tendones, normalmente 3, que se insertan en las parapófisis de las vértebras 6 a 12, normalmente en las de las 8 a 10. El músculo es largo y grueso (Figura 1).



**Figura 1.-** Músculo de la vejiga natatoria en *S. fasciatus*. Obtenido de Fran Saborido-Rey, com. Per.

Otras de las características morfológicas que se pueden observar en *S. fasciatus* para diferenciarla del resto de especies que se encuentran en su mismo hábitat:

- Barbilla muy desarrollada y picuda
- Se caracteriza por tener una gran altura del cuerpo, especialmente detrás de la cabeza lo que le confiere un aspecto de tener “joroba”.
- Tiene 7 o menos radios en la aleta anal
- En cuanto al color, esta especie se caracteriza por tener un rojo pálido, aunque a veces brillante, quizás dependiendo del estado de madurez.

### 1.2.2. Distribución

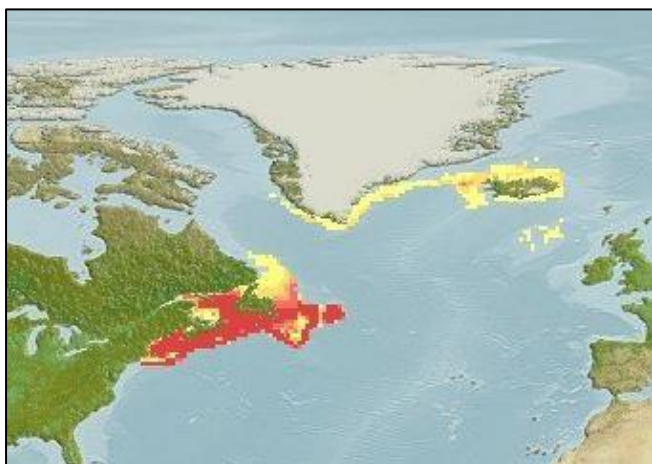
El género *Sebastes* se encuentra ampliamente distribuido por todos los océanos. Habitan predominantemente zonas templadas y boreales. Se encuentran tanto en aguas someras como profundas, aunque prefieren las primeras. El Pacífico es el el origen y centro de la especiación de *Sebastes* (Chen, 1971). En esta área habitan 98 de las 104 especies del género.



Las cuatro especies del Atlántico Norte son de aguas frías y su distribución es boreal-templada, siendo la corriente del Golfo el límite sur del área de distribución. *S. marinus* y *S. mentella* están presentes en ambos lados del Atlántico Norte, siendo muy amplia su área de distribución. *S. mentella* es la especie más boreal de todas, se encuentra en la Bahía de Baffin, el Estrecho de Davis, la costa del Labrador, Gran banco de Terranova y Flemish Cap, en Groenlandia desde la bahía de Disko hasta el sur del Mar de Groenlandia, Reykjanes Ridge, Islandia, Islas Feroes, las costas de Noruega, el archipiélago de Svalbard y el Mar de Barents (Fran Saborido-Rey, com. per.).

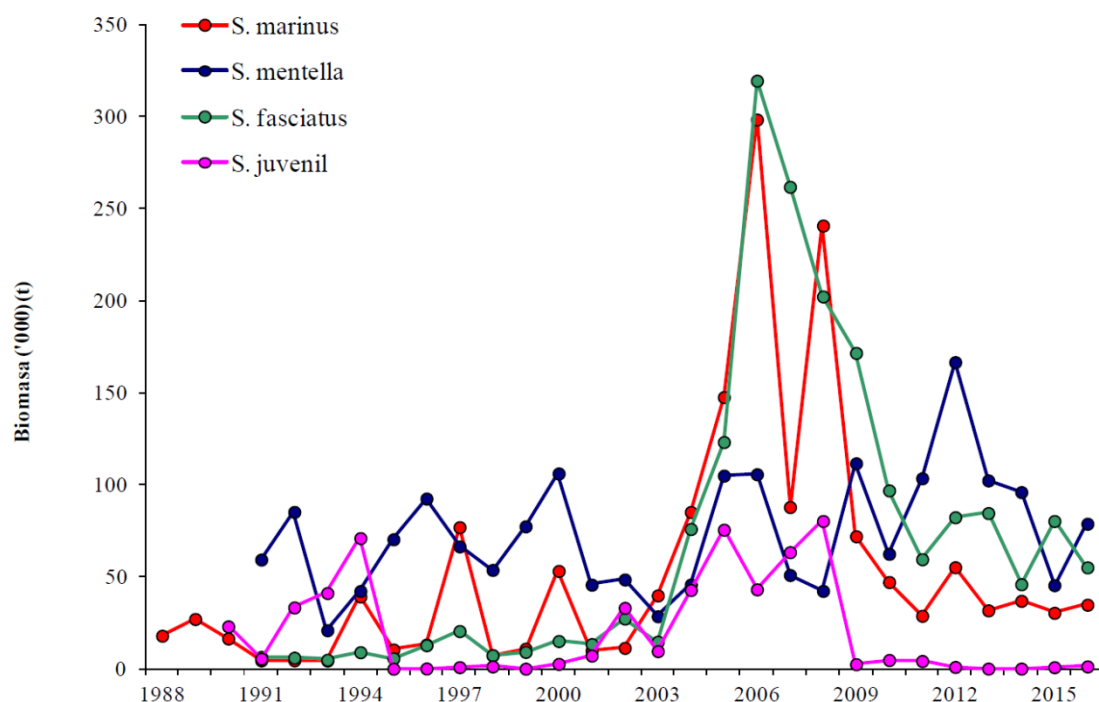
*S. marinus* se solapa en su mayor parte con *S. mentella*, pero si sitúa más hacia el sur. Así no está presente en la Bahía de Baffin, ni en el Mar de Groenlandia y su abundancia en el Archipiélago de Svalbard y el norte de Islandia es mucho menor y su distribución es menos homogénea que la de *S. mentella*. Sin embargo, se encuentra *S. marinus* en el Golfo de San Lorenzo, en el Banco de Saint Pierre, en el banco de Rockall, en el norte del Reino Unido y en el Mar del Norte hasta el estrecho de Kattegat; también la podemos encontrar en el Mar de Barents, cerca de la costa y ocasionalmente, también en el Mar Blanco y cerca de Nueva Zembla. La abundancia disminuye considerablemente en las áreas más al sur y es raro encontrar individuos de *S. marinus* al sur del Estrecho de Cabot y del Mar del Norte (Fran Saborido-Rey, com. per.).

Por el contrario, la distribución de *S. fasciatus* se centra principalmente en las costas norteamericanas. Se han encontrado algunos ejemplares en zonas como Islandia o el Mar de Irminger, aunque allí las apariciones son ocasionales. La abundancia de *S. fasciatus* se va haciendo cada vez mayor conforme nos vamos yendo hacia el sur, siendo muy común en Flemish Cap, el sur del Golfo de San Lorenzo, el sur del Gran Banco de Terranova, Banco de Saint Pierre, Nueva Escocia, Golfo de Maine y el Banco de Georges. En la región del Banco de Georges se forman subespecies (Barsukov *et al.*, 1985), como *S. fasciatus kellyi* y *S. f. fasciatus* (Figura 2).



**Figura 2.- Distribución de *S. fasciatus*. Obtenido de de fishbase.**

En Flemish Cap coexisten tres especies de gallineta nórdica (*S. fasciatus*, *S. mentella*, y *S. marinus* siendo más abundante *S. mentella* a lo largo de toda la serie histórica desde 1988 hasta 2015. Se observa que los valores de biomasa de *S. fasciatus* desde 1988 hasta el año 2000 son relativamente bajos, al igual que *S. marinus*, pero a partir del año 2003 hasta 2006, cayendo de nuevo en el año 2008 en adelante. De forma general se observa que la biomasa de *S. mentella* ha sido constante en toda la serie histórica, mientras que *S. fasciatus* y *S. marinus* han sufrido picos de crecimientos elevados de biomasa (Figura 3). En cuanto a la abundancia de *S. fasciatus*, se observa que aumenta conforme vamos hacia el sur, siendo las zonas amarillas donde menos abundancia hay, mientras que las zonas rojas es donde más abundancia hay.



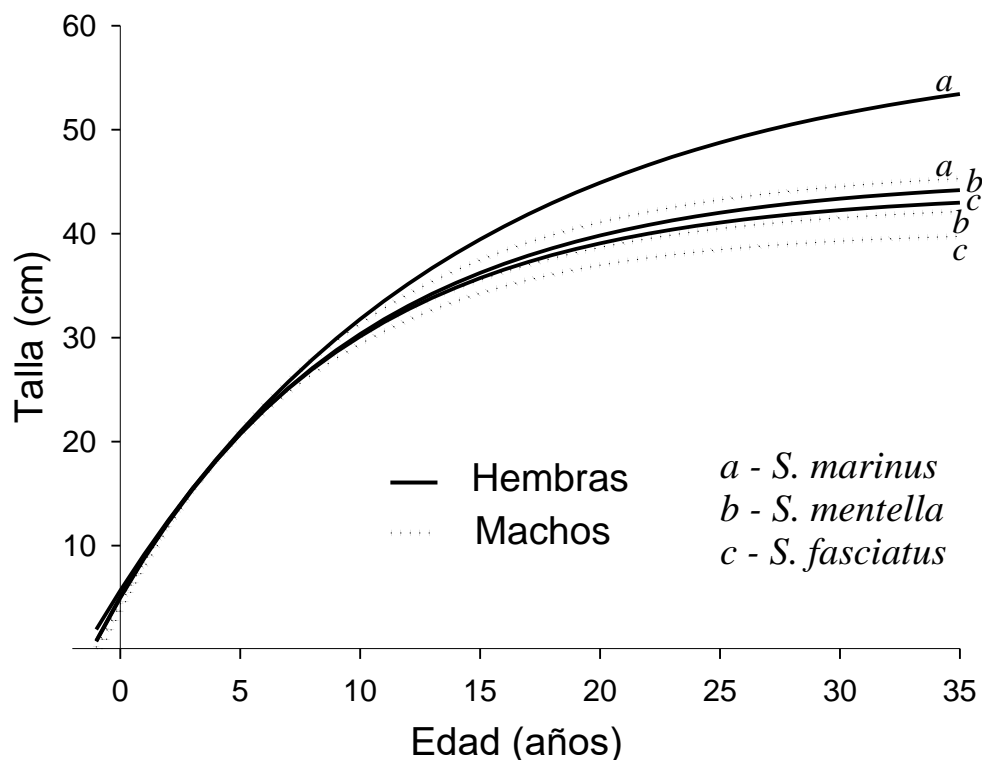
**Figura 3.** - Biomosas de las tres especies de *Sebastes* en Flemish Cap. Obtenido de Casas J.M & D. González. (2005).

### 1.2.3. Crecimiento

Todas las especies que engloban el género *Sebastes* se caracterizan por ser especies muy longevas, entre los 50 y 60 años y un crecimiento máximo que se encuentra entre 45 y 50 cm (Mayo *et al.*, 1990, Mayo, 1993), aunque en el Atlántico Norte, debido a la explotación que ha sufrido la pesquería hace que no se encuentren individuos de más de 30 años. Las hembras crecen más rápido que los machos y *S. fasciatus* es la especie con el crecimiento menor (Figura 4), alcanzando una talla asintótica de 40 y 44 cm y con edades máximas de 16 y 32 años para machos y hembras respectivamente (Saborido-Rey *et al.*, 2005).

Las tasas de crecimiento y el tiempo que los individuos tardan en llegar a la edad de primera maduración es una información clave para ayudar a gestionar las pesquerías y a entender la dinámica de la población. Existen estudios que examinaron patrones de crecimiento de *S. fasciatus* (Mayo *et al.*, 2011 y Saborido-Rey *et al.*, 2004) que calcularon los coeficientes de crecimiento utilizando la función de crecimiento de Von Bertalanffy.

La baja tasa reproductiva junto con una baja tasa de crecimiento hace que *S. fasciatus* sea susceptible a la sobrepesca (Mayo, 1993; Mayo *et al.*, 2007).



**Figura 4.- Patrón de crecimiento de las especies de *Sebastes* en Flemish Cap.**

#### 1.2.4. Reproducción

Las especies pertenecientes al género *Sebastes* son vivíparas, es decir, que los huevos son fertilizados internamente y el desove se caracteriza por la puesta o extrusión de larvas pelágicas (Magnússon y Magnusson, 1995). Sin embargo, el tamaño del huevo es pequeño, la larva al nacer es pequeña y la fecundidad es grande (Phillips, 1964; Moser *et al.*, 1977; Boehlert *et al.*, 1982). Lo que parece indicar que la viviparidad de esta especie es lecitotrófica, es decir, que los embriones se desarrollan a partir del vitelo acumulado en la vitelogénesis y no directamente por la madre (Wourms, 1981). La fecundación interna se produce mediante la copula, que ocurre a finales de otoño y a principios de invierno después de que los machos alcancen su pico reproductivo (Kelly y Wolf, 1959; Pikanowski *et al.*, 1999; Mayo *et al.*, 2007). En el género *Sebastes*, el cortejo solo se ha descrito en algunas especies, como *S. inermis* (especie Japonesa del Pacífico, Shinomiya y Ezaki, 1991) y *S. mystinus* (Helvey, 1982). Dependiendo de la especie, el cortejo puede ocurrir en la columna de agua o en el fondo marino (Love *et al.*, 2002). En esta especie no existe dimorfismo sexual, pero sí que se puede diferenciar los genitales en machos y en hembras. Las hembras almacenan el esperma depositado por el macho en un sáculo seminal que se encuentra al final del ovario (Takahashi *et al.*, 1991; Sogard *et al.*, 2008). El mecanismo de almacenamiento del esperma en *Sebastes* no es muy conocido, aunque se han observado espermatozoides sin flagelos en los tejidos intersticiales que rodean a los ovocitos en estado de desarrollo en especies como *S. paucispinis* (Moser, 1967), *S. taczanowskii* (Takahashi *et al.*, 1991), *S. schelegeli* (Mori *et al.*, 2003), y *S. proriger* (Shaw *et al.*, 2012).

Después de varios meses tras de la copula se produce la fecundación, inmediatamente después de la ovulación (Bowers, 1992). El desarrollo embrionario, que se produce en el interior del ovario, se caracteriza por ser rápido, por lo que en un mes

aproximadamente las larvas se encuentran preparadas para la eclosión. En ese momento el embrión está relativamente formado, con los ojos pigmentados y la boca abierta. El parto se realiza en una sola tanda, y las larvas salen con pocas horas de diferencia. El simple hecho de que las larvas nazcan muy desarrolladas y con un aporte energético previo por parte del vitelo hace que la tasa de supervivencia de la puesta sea más alta.

La ovogénesis en *S. fasciatus* presenta un desarrollo ovocitario del tipo sincrónico por grupos en el cual se pueden diferenciar dos tamaños de ovocitos a la vez en la misma gónada (Murua y Saborido-Rey 2003), el conjunto de ovocitos en crecimiento primario y una cohorte de ovocitos en crecimiento secundario que son los que se desarrollan durante la época de puesta actual para ser fecundados y liberados. Por tanto, *S. fasciatus*, como todos los *Sebastes*, es una especie con un reclutamiento ovocitario de tipo determinado (fecundidad determinada), es decir el conjunto de ovocitos que potencialmente serán fecundados en la estación reproductiva se definen y entran en vitelogénesis con antelación a la puesta, por lo que la inversión reproductiva (en número de huevos) de la hembra en la estación se define con anterioridad.

Sin embargo, en algunos estudios sobre *S. mentella* y *S. norvegicus* la fecundidad potencial y relativa tuvieron valores más altos al inicio de la temporada reproductiva, cuando el diámetro del ovocito era menor, que justo antes de la fecundidad lo que indica que la fecundidad potencial va disminuyendo conforme avanza la temporada reproductiva (Saborido-Rey *et al.*, 2015). Es decir, reclutan más ovocitos de los que realmente llevan a un desarrollo completo y numerosos ovocitos degeneran durante el crecimiento secundario en un proceso conocido como atresia folicular, que es un proceso rápido y degenerativo de los ovocitos en cualquier fase de desarrollo de los mismos, y que por lo tanto son eliminados (Hunter y Macewicz, 1985; Guraya, 1986). Este proceso de regulación de la fecundidad por atresia es conocido como regulación decreciente o downregulation mediante el cual el individuo es capaz de sacrificar una cantidad de huevos determinada con el fin de conseguir energía para poder alcanzar el periodo de puesta (Murua *et al.*, 2003; Armstrong y Witthames, 2012).

Varios trabajos demuestran que la tasa de regulación decreciente es mayor durante el desarrollo temprano de los ovocitos, ya que es menos costoso reclutar folículos vitelogénicos en estados tempranos del desarrollo ovocitario, lo cual también se observa en *Sebastes* (Saborido-Rey *et al.*, 2015). La luz, la temperatura o el estrés son algunos factores que se han relacionado con el proceso de atresia (Guraya, 1986), pero todo ello relacionado con un mal estado nutricional del individuo (Bagenal, 1969; Wootton, 1973, Kjesbu *et al.*, 1991, Kraus, 2002). Así, si la hembra no tiene suficientes reservas energéticas para llevar a cabo una puesta exitosa debido a una mala nutrición, realizar un desove podría ponerlo en riesgo de mortalidad durante y después del desove (Lambert y Dutil, 2000), por lo que reducir la duración de la puesta o incluso posponerla para el siguiente año podría incrementar la posibilidad de sobrevivir y aumentar la producción de huevos por individuo en un futuro. Un modelo desarrollado por Rideout *et al.* (2005) sugirió que esta estrategia sería útil en peces que tienen un periodo de vida largo como es el caso de *S. fasciatus*. Además, la gallineta nórdica son desovadores que dependen de las reservas acumuladas, por lo que la producción de huevos depende exclusivamente de estas lo que favorece que la fecundidad sea regulada por atresia en relación a las reservas energéticas disponibles (Kurita *et al.*, 2003, Armstrong y Witthames, 2012). Según un estudio, las larvas al nacer miden entre 4 y 6 mm y han reabsorbido por completo el saco vitelino (Norton *et al.*, 2001).

### 1.3. Reclutamiento y factores que lo determinan

La relación stock – reclutamiento es una parte imprescindible en la productividad de la población (Hilborn y Walters, 1992). Unas tasas elevadas de reclutamiento están relacionadas con una elevada abundancia de reproductores, pero no siempre es así, impidiendo la predicción del reclutamiento de forma correcta. No obstante, predecir el reclutamiento es importante en algunas especies de peces para poder llevar a cabo un mejor asesoramiento.

Muchos puntos de referencia están determinados por la relación SSB (Biomasa de reproductores) y el reclutamiento (Sissenwine y Shepherd, 1987; Mace, 1994).

Existe una estrecha relación entre las poblaciones adultas de peces y el reclutamiento, aunque las pesquerías se han gestionado con modelos basados de reclutamiento de peces adultos. Generalmente no se ha considerado la variación de desove que se genera individualmente como fuente de variación en el reclutamiento, por lo que, a lo largo de la historia muchas poblaciones de peces han colapsado debido a unas tasas de reclutamiento muy pobres, de ahí la importancia de la relación stock – reclutamiento.

La dinámica de la puesta es uno de los factores principales que afecta al reclutamiento, y está definida como una estrategia por la cual los peces son capaces de producir huevos y larvas en un lugar y tiempo determinado con el objetivo de maximizar sus probabilidades de supervivencia. La variabilidad del reclutamiento está focalizada principalmente en causas que afectan una temprana mortalidad en las primeras etapas de la vida (efectos medioambientales, predación y disponibilidad de alimento), por lo que es un concepto que está íntimamente relacionado con el potencial reproductivo del stock.

La dinámica de puesta está relacionada y tienen un fuerte impacto sobre ella el crecimiento, la maduración y los mecanismos de compensación de energía y por tanto también tienen impacto sobre el desove final del stock, por lo que el éxito reproductivo es una consecuencia del efecto de las características maternas.

Cambios en la dinámica de la puesta puede incrementar la variabilidad en el reclutamiento (Anderson *et al.*, 2008), reducir la capacidad de las poblaciones para soportar cambios medioambientales (Hsieh *et al.*, 2006) y sufrir un mayor impacto debido al cambio climático (Cheung, 2015).

La dificultad de poder predecir el reclutamiento en una población hace que se centre la atención en la variación de los componentes del potencial reproductivo (como son el crecimiento, condición, madurez, composición de edades y proporción de sexos) con el objetivo de mejorar la estimación de los reclutamientos futuros. Estas características biológicas pueden sufrir variaciones a lo largo del tiempo, por lo que se hace más importante su estudio (Jorgensen, 1990).

## **1.4.Potencial del stock reproductivo y efectos maternales**

### **1.4.1. Rasgos de historia vital y plasticidad fenotípica**

La estrategia reproductiva de una especie determinada es el patrón general de reproducción común a los individuos de una misma especie, mientras que las tácticas reproductivas son las variaciones que genera una especie determinada frente a las fluctuaciones que se producen en el medio ambiente.

La estrategia reproductiva de la puesta está compuesta por una serie de rasgos, que normalmente se estudian por separado, pero cuando se consideran juntos permiten comprender mejor la capacidad productiva de una especie, como por ejemplo el reclutamiento. Las hembras son capaces de suministrar nutrientes a los huevos, pueden determinar el número de huevos que se van a engendrar y generalmente eligen donde y cuando depositarlos, siendo en las etapas iniciales las que definen el reclutamiento.

Existe una gran variación en la fecundidad entre especies que a menudo refleja diferentes estrategias reproductivas. Dentro de una misma especie la fecundidad puede variar como resultados de diferentes adaptaciones a los diferentes hábitats y dentro de una misma población se sabe que experimentan cambios anuales a largo plazo (Murua *et al.*, 2003), demostrándose que es proporcional al tamaño de los peces y a la propia condición del pez.

La estrategia de la fecundidad – huevo de una especie no está relacionada con la talla, sino determinada por el nicho ecológico y las fluctuaciones ambientales (Duarte y Alcaraz, 1989). Este equilibrio que hay entre el tamaño de los huevos y el número es uno de los principales compromisos en la historia vital (Stearns, 1992; Roff, 2000).

Maximizar por tanto la fecundidad y por tanto producir huevos pequeños, debe aumentar la supervivencia de las crías en ambientes con una fluctuación alta donde los huevos se dispersan con gran facilidad, mientras que en ambientes más estables la supervivencia de las crías debería estar más relacionada con el tamaño de las larvas, que aumenta a medida que aumenta el tamaño del huevo y que por lo tanto en este caso tenemos una fecundidad menor.

Por tanto, el equilibrio entre la fecundidad y el tamaño del huevo nos direcciona a estrategias reproductivas que están en polos opuestos: especies que son capaces de invertir mucha energía en el periodo reproductivo y producen una elevada cantidad de huevos, que serán pequeños y dispersos, y por otro lado están las especies que tiene puestas de huevos grandes y cuidados.

Se han propuesto una serie de estrategias que van en función, además de la energía disponible, del crecimiento y la reproducción (Saborido-Rey *et al.*, 2010). Cuando se habla de estrategia nos referimos a la relación entre los diferentes rasgos reproductivos (no están relacionados de forma aleatoria), de manera que la estrategia final maximiza la producción de los descendientes (Wootton, 1984).

Además, otro factor de crucial importancia en el éxito reproductivo es la estacionalidad espacio temporal de la puesta (Wright y Trippel, 2009). Se puede ver

afectada por diferentes factores ambientales como la luz, temperatura, ciclos lunares, ciclos de precipitaciones y upwellings.

Los peces pertenecientes al género *Sebastes* (Atlantic redbfishes y Pacific rockfishes), junto con algunos elasmobranquios, son especies vivíparas, es decir, los embriones se desarrollan dentro del ovario mediante fertilización interna. La viviparidad en *Sebastes* es lecitotrófica, es decir, la larva absorbe los nutrientes que se han acumulado en el saco vitelino previamente en el huevo (Murua y Saborido – Rey, 2003). Otros estudios determinan que especies del género *Sebastes* del pacífico (*S. melanops* y *S. schlegeli*), las hembras proporcionan alimento para desarrollar los embriones, pero esto es una viviparidad matrotrofica, al menos de forma parcial (Boehlert y Yoklavich, 1984; Boehlert et al., 1986).

Los peces se caracterizan por tener una elevada plasticidad, es decir, son capaces de adaptarse a los cambios externos, ya sea provocados de forma natural por el medio ambiente o por el hombre como la presión pesquera. Como concepto, la plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo para producir diferentes fenotipos a través de un gradiente ambiental (Hidalgo *et al.*, 2014). La plasticidad es un concepto de elevada importancia en las especies marinas ya que pueden restringir el impacto evolutivo inducido por el hombre (Ley, 2000; Marshall y McAdam, 2007). Se ha sugerido que las poblaciones con una menor plasticidad fenotípica son más propensas a los efectos en la demografía producidos por la pesca en la dinámica poblacional que las poblaciones con una mayor plasticidad (Hidalgo *et al.*, 2014)

#### **1.4.2. Esfuerzo reproductivo and trade-offs**

El esfuerzo reproductivo se suele considerar como la compensación de los mecanismos de energía, utilizando los recursos energéticos de la reproducción. El coste que se requiere en la reproducción requiere que los peces alcancen cierto tamaño antes de reproducirse, por lo que el crecimiento es un factor importante que determina el éxito reproductivo.

El crecimiento rápido no solo mejora la disponibilidad de alimento, sino que, y lo que es más importante, facilita la reproducción más temprana. Para un pez completar cuanto antes posible su potencial de crecimiento dentro de su intervalo de vida puede que sea una ventaja evolutiva, ya que permite maximizar así su potencial reproductivo y, por tanto, la contribución de su progenie a las generaciones futuras (Beverton, 1963).

Mientras el pez es sexualmente inmaduro, la energía asimilada se asigna totalmente a la supervivencia y al crecimiento, pero una vez ha comenzado la maduración, parte de la energía se invierte en la producción de gametos y la reproducción. La cantidad de energía asignada al crecimiento y a la reproducción dependerá de diferentes factores (genéticos, fisiológicos), mientras que otros son factores ambientales (temperatura y alimentación).

Un trade-off relacionado con el esfuerzo reproductivo es el equilibrio entre el crecimiento y la maduración. Dicho equilibrio determina diferentes estrategias reproductivas: i) peces que invierten toda la energía en el crecimiento antes de la maduración y muy poco después, por lo que el esfuerzo reproductivo se ve reflejado en un periodo corto de tiempo y ii) peces que invierten en el crecimiento después de la

maduración y por lo tanto maduran antes de alcanzar el tamaño máximo, por lo que el esfuerzo reproductivo se distribuye a través de una vida más larga.

Otro trade-off es la relación en la inversión de energía entre la fecundidad y el tamaño del huevo. Por un lado, están los peces que invierten más energía en el tamaño del huevo que en la fecundidad, por lo que invierte más energía en el cuidado parental, siguiendo la estrategia de poner los huevos en “cestas”. Con esta estrategia existe una baja mortalidad embrionario y juvenil, por lo que el reclutamiento depende de la densidad de población y la cantidad de energía asignada al cuidado parental. Los casos extremos de esta estrategia reproductiva son, los peces vivíparos (*Sebastes*) que dan a luz a los juveniles y por otro lado las especies que ponen huevos muy pequeños y que dejan la puesta a merced de los elementos ambientales.

La mayor parte de la energía asignada a la reproducción por las hembras, independientemente de la estrategia, se invierte en la producción de huevos, que es el tercer trade-off. La producción de huevos ha sido muy estudiada y descrita a través de diferentes tipos de estrategias (Murua y Saborido-Rey, 2003). la producción de huevos implica tres conceptos: i) reclutamiento de ovocitos, ii) crecimiento de ovocitos y iii) desove (o liberación de óvulos).

La división clásica de este tipo de estrategias es: i) *capital breeders* y ii) *income breeders*. En los *capital breeders* se almacenan energía a través de la ingesta de alimento antes de la época de cría, por lo que almacenan la energía para después poder invertirla en la reproducción, como es el caso de nuestra especie de estudio *S. fasciatus*. En los *income breeders* no hay posibilidad de almacenamiento de energía, por lo que la energía que reciben de forma reciente es invertida en la reproducción.

### **1.4.3. Potencial reproductivo del stock y efectos maternos**

#### ***1.4.3.1. Efectos maternos sobre fecundidad y producción de huevos***

Los estudios realizados en fecundidad son determinantes para poder comprender el potencial reproductivo de las poblaciones de peces (Tomkiewicz *et al.*, 2003; Saborido-Rey y Trippel, 2013). Un mejor conocimiento de sobre la dinámica de fecundidad y las diferentes causas de su variación es importante en la estimación de la producción total de huevos, el enlace principal entre la población desovante y el reclutamiento (Saborido-Rey *et al.*, 2015). La fecundidad y por tanto la producción total de huevos aumenta con la proporción de peces de una talla mayor en la población desovante, es decir, que el potencial reproductivo aumenta con el tamaño de las hembras (Saborido-Rey *et al.*, 2015), siendo erróneo que la biomasa de la población es proporcional al potencial reproductivo de la población (Saborido-Rey y Trippel, 2013).

Diversos estudios demuestran que, en peces teleósteos, como es el caso de *S. fasciatus*, las hembras que son mayores tanto en tamaño como en edad son capaces de producir huevos de mejor calidad y mayor tamaño (Hislop, 1988; Roff, 1992; Chambers y Leggett, 1996) y por lo tanto los huevos que poseen un tamaño mayor producen descendencia con una mayor tasa de supervivencia (Marteinsdottir y Steinarsson, 1998; Einum y Fleming, 1999).



#### **1.4.3.2.Efectos maternos sobre calidad de huevos**

Las hembras más grandes generan gotas lipídicas en las larvas de un tamaño mayor. Se demostró también que cuando las larvas poseían gotas lipídicas más grandes la tasa de crecimiento era superior (Berkeley *et al.*, 2004).

Además, se ha demostrado que existe una dependencia de la supervivencia que va en función de la presencia o ausencia de la gota lipídica. Un estudio ha hecho una serie de comparaciones en diferentes especies de *Sebastes* y se ha llegado a la conclusión de que existe un equilibrio entre la época de puesta y el tamaño de la gota lipídica. Las especies que desovan en invierno generan gotas lipídicas más grandes, pero con un tamaño corporal pequeño, mientras que las especies que tienen la época de desove en primavera generan gotas lipídicas más pequeñas y el tamaño de la larva es más grande. Se podría concluir en que un mayor tamaño de la gota lipídica asegura una mayor alimentación, pero un mayor tamaño del cuerpo asegura una mejora en las capacidades de crecimiento y de natación. Por lo que dependiendo de los rasgos larvales refleja el ambiente oceanográfico en el cual se liberaron las larvas (Fisher *et al.*, 2007). Esta información fue también cotejada por otro estudio en el cual se demostró que los efectos maternos fueron más fuertes para las especies que liberan larvas en invierno, en comparación con las especies que liberan larvas en verano (Sogard *et al.*, 2008).

Un estudio determina que la nutrición que llega al saco vitelino de forma suplementaria es variable entre hembras (i.e. las hembras del mismo tamaño no tienen por qué aportar la misma cantidad de nutrición al saco vitelino) y por lo tanto se genera un efecto sobre la supervivencia de la descendencia, que es independiente del genotipo descendiente (Sogard, 2008).

A menudo, los peces teleósteos exhiben efectos maternos en la estacionalidad del desove, es decir, hembras más grandes en edad y tamaño pueden desovar más temprano (Lambert, 1987; Ware y Tanasichuk, 1989, Schultz *et al.*, 1991, Danylchuk y Fox, 1994; Wright y Gibb, 2005) o más tarde (Gillet *et al.*, 1995; Morgan, 2003).

#### **1.4.4. Efecto de la pesca sobre efectos maternos y reclutamiento**

La resiliencia es la capacidad reproductiva de una población para mantener el nivel de éxito reproductivo necesario para lograr una estabilidad de la población a lo largo del tiempo a pesar de perturbaciones ambientales o pesqueras (Saborido-Rey, 2016). La productividad a largo plazo y la persistencia de la población solo puede producirse con el éxito reproductivo. La lenta recuperación de algunas poblaciones sobreexplotadas se ha relacionado con una menor resiliencia debido a la alta mortalidad por la pesca durante un largo periodo de tiempo (Fran Saborido-Rey, com. per.).

Dentro del contexto de la resiliencia, las perturbaciones ambientales como el cambio climático pueden interactuar con la presión pesquera y desembocar en la sobreexplotación de ciertas poblaciones y a la falta de recuperación de otras. Los cambios producidos en las variables ambientales como, como un aumento en la temperatura, afectarán directamente al metabolismo del individuo, produciendo cambios en la distribución de la energía cuyas consecuencias afectarán a la fecundidad, calidad del huevo y el tiempo de desove.

Algunos estudios sugieren que el efecto de la pesca sobre los peces grandes y de edades avanzadas hace que se generen fluctuaciones en el reclutamiento de la cohorte si se compara con el reclutamiento de la cohorte anterior (Marteinsdottir y Thorarinsson 1998; Secor, 2000; Wieland *et al.*, 2000; Berkeley *et al.*, 2004; Hsieh *et al.*, 2006).

Los componentes de la dinámica de la puesta que juegan un papel imprescindible en el éxito reproductivo de una especie y pueden verse afectados por los efectos de la pesca y los cambios ambientales. Además, de los cambios ambientales, la mortalidad por pesca también puede producir cambios importantes, dando lugar a una baja madurez por edad y talla, tamaño y un descenso del crecimiento. Los impactos generados por la pesca pueden ser genotípicos y fenotípicos (Olsen *et al.*, 2004; Swain *et al.*, 2007).

La disminución de la edad de maduración y la disminución del crecimiento junto con una baja proporción de peces grandes debido al efecto de la pesca hace que los reproductores que no son pescados tengan una edad media más baja. Esto implica que los reproductores (al ser más pequeños) producen una menor fecundidad y por lo tanto la producción de huevos será menor, por lo que el reclutamiento será menor. Las poblaciones cuyas dinámicas de puesta han sido alteradas tienden a ser menos resistentes, por lo que son más vulnerables a los efectos de la pesca y a los cambios ambientales (Ohlberger *et al.*, 2014).

En la gestión pesquera, la variación de la dinámica de puesta no se suele tener en cuenta, aunque sea un componente clave en la productividad de la población. Para gestionarlo existen las vedas temporales y espaciales que pueden ayudar en gran medida a prevenir la interrupción de la puesta (Dean *et al.*, 2012; Armstrong *et al.*, 2013; Zemeckis *et al.*, 2014). Para poder hacer efectivas las vedas temporales hay que comprender como el comportamiento de la puesta afecta a los patrones espacio temporales de la abundancia de peces y su resiliencia a los diferentes factores que generen perturbaciones como la presión pesquera (Lowerre – Barbieri *et al.*, 2014). Existen medidas de gestión como un mínimo de talla de madurez, pero no protege a los peces más grandes, que en este caso son los más fecundos. Una de las medidas más eficaces son las reservas marinas, donde se prohíbe la pesca (Murawski *et al.*, 2000).

En este mismo estudio se sugiere que una posible eliminación de los grandes reproductores de la población, por ejemplo, por actividades pesqueras puede provocar un efecto negativo sobre la supervivencia de las larvas y el posterior reclutamiento (Sogard *et al.*, 2008).

#### **1.4.5. Justificación y objetivos del trabajo**

El objetivo principal de este trabajo es analizar los efectos maternos de *S. fasciatus*, y como estos efectos maternos influyen en el reclutamiento en Flemish Cap. Los resultados obtenidos contribuirán a una mejor gestión, una mayor sostenibilidad del stock y así poder realizar una pesca responsable y sostenible.

Como objetivos específicos se han planteado:

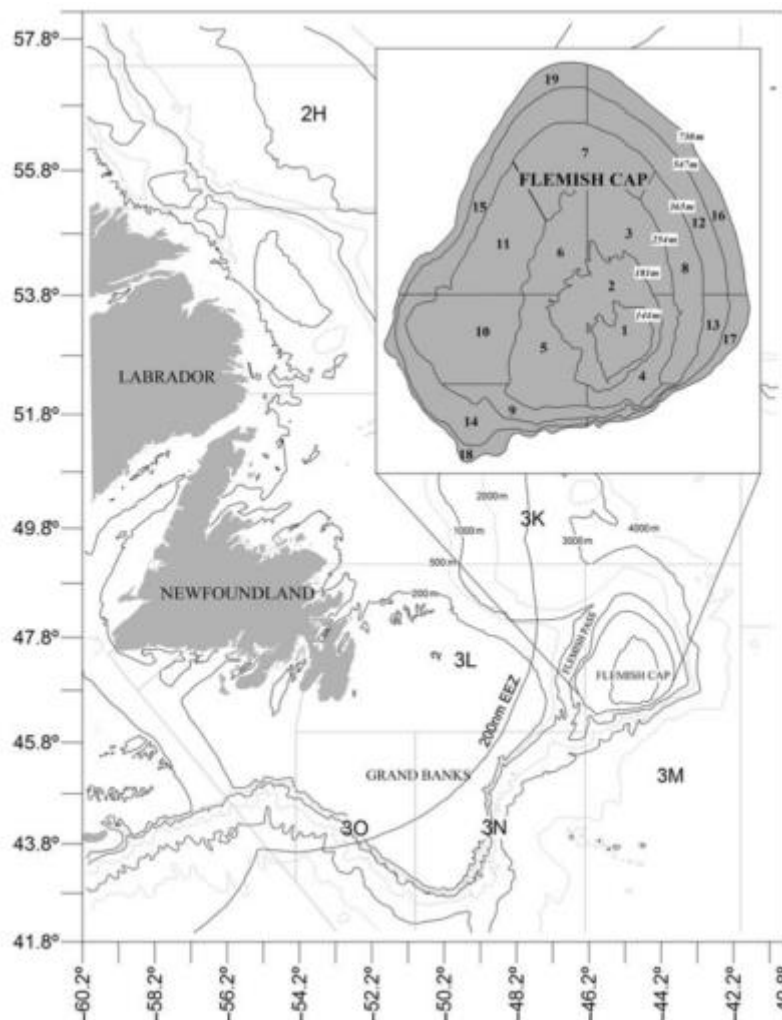
- Estudio detallado de las propiedades de los huevos en relación con las características maternas.

- Evaluación de la dinámica de la ojiva de la madurez.
- Estimación del Total Egg Production (TEP, siglas en inglés) para toda la serie histórica a partir de los datos de fecundidad, abundancias de hembras y ojivas de madurez.

## 2. MATERIAL Y METODOS

### 2.1. Área de estudio: Flemish Cap

Flemish Cap es un banco situado en el Atlántico Noroeste a 300 millas de la isla de Terranova, entre las latitudes 46 ° N y 49° N y las longitudes 44° W y 46° W. Se caracteriza por tener una superficie de 17.000 millas cuadradas hasta la profundidad de 1460 metros y 10.555 millas cuadradas hasta la profundidad de 730 metros (Figura 5). La profundidad mínima del banco es de 10 metros. El banco de Flemish Cap está separado de la plataforma de Terranova por el canal de Flemish Pass, el cual obstaculiza las migraciones de algunas especies de aguas menos profundas como el bacalao, *Gadus morhua* (Templeman y Fleming, 1963; Konstantinov, 1970) y la Platija americana, *Hippoglossoides platessoides* (Morgan y Bowering, 2004).



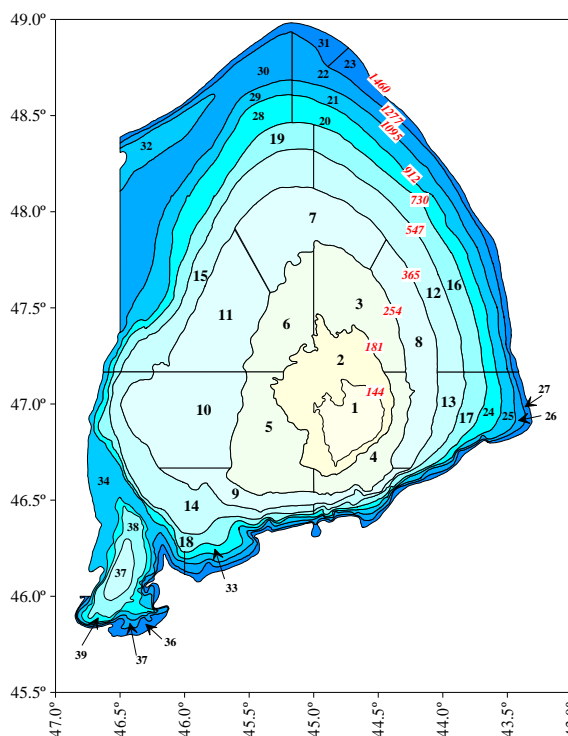
*Figura 5.- Mapa de Flemish Cap.*

En Flemish Cap se genera un giro anticiclónico que hace que las larvas y los huevos se consigan retener en el banco y no se produzcan intercambios con las poblaciones adyacentes, por lo que parece ser que el reclutamiento en Flemish Cap depende de dicho giro anticiclónico (Frank *et al.*, 1996; Borovkov *et al.*, 2006).



programa europeo de recopilación y gestión de datos pesqueros (DCF), de la Política Pesquera Común. Estas campañas son coordinadas por España (CSIC, IEO) y participa Portugal (IPMA). Desde 1988 hasta 2002 la campaña se realizó a bordo del B/O Cornide de Saavedra y cubría los 19 estratos (Figura 7) definidos hasta los 730 metros de profundidad (400 brazas), ya que su objetivo principal era la evaluación de las poblaciones de bacalao y platija americana (Figura 5).

En 2003, y aprovechando las nuevas posibilidades de pesca del B/O Vizconde de Eza, se aumentó el área prospectada a 31 estratos hasta los 1100 metros de profundidad (600 brazas), con el fin de cubrir una mejor área de distribución de la especie de mayor interés comercial para la flota española en aquella época, el fletán negro. En 2004 se amplía el rango de profundidades hasta los 1460 metros (800 brazas) con 34 estratos y a partir de 2008 se reducen a 32 debido a que hubo una serie de dificultades de prospección en algunos de los nuevos estratos.



**Figura 7.- Estratificación de Flemish Cap.**  
Obtenido de Casas J.M & D. González.  
(2005).

Como se realizó un cambio de barco se tuvo que realizar una calibración de la captura entre el B/O Cornide de Saavedra frente al B/O Vizconde de Eza. La calibración se realizó a partir de 111 pares de pescas en paralelo de los dos barcos durante un total de 22 días durante los transcurso de las campañas en 2003 y 2004 (González – Troncoso y Casas, 2005), y ha permitido la homogeneización de los índices de abundancia a lo largo de toda la serie histórica.

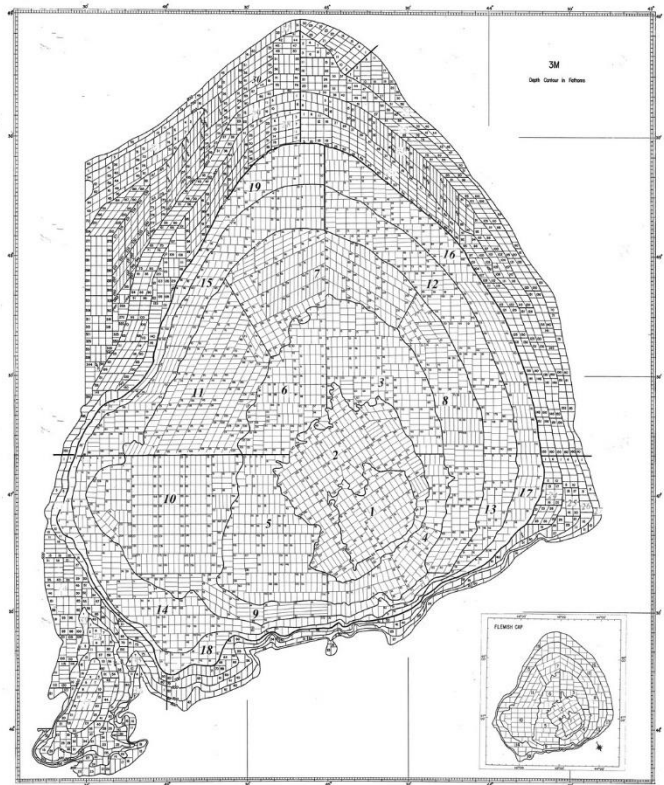
El principal interés de la investigación en las pesquerías de Flemish Cap es conocer adecuadamente la evolución de unos caladeros en los que se ha pescado tradicionalmente especies como el bacalao, peces planos y más recientemente la gallineta, fletan negro, granadero y camarón. Además de conocer la evolución de estos caladeros, otros objetivos son conocer su abundancia, biomasa, estructura demográfica y las condiciones oceanográficas.

**Figura 8.-** *Diseño de cuadrículas por estrato para la selección de pescas*

### 2.2.1. Diseño de la campaña

Se corresponde con un muestreo aleatorio estratificado. El área de Flemish Cap está dividida en 39 estratos y 588 rectángulos estadísticos. Cada rectángulo se está dividido en 10 cuadrículas, que se corresponden con las estaciones de pesca, por lo que se podrían realizar un total de 5880 pescas diferentes (Figura 8). Tanto las cuadrículas como el número de rectángulos son proporcionales a la superficie del estrato.

Debido a problemas con el tipo de fondo a muestrear, los estratos que están en el intervalo de 35 a 39 nunca se muestrearon (presencia de corales y fondos duros). En el año 2009, los estratos 26 y 27 también fueron suprimidos por presencia de esponjas de gran tamaño y fondos fangosos. Estos 7 estratos fueron eliminados, quedando un total de 32 estratos para prospectar y por lo tanto se redujeron en número de rectángulos estadísticos a 478, quedando finalmente 4780 pescas posibles.



**Tabla 1.- Diseño de estratos y cuadrículas y pescas por campaña. Obtenido de Casas J.M & D. González. (2005).**

estrato	rango de profundidad (brazas)	área (millas <sup>2</sup> )	número de cuadrículas	pescas realizadas
1	70- 80	342	100	4
2	81-100	838	250	10
3	101-140	628	180	7
4	"	348	100	4
5	"	703	200	8
6	"	496	150	6
7	141-200	822	240	9
8	"	646	190	7
9	"	314	90	3
10	"	951	280	11
11	"	806	240	9
12	201-300	670	200	8
13	"	249	70	3
14	"	602	170	7
15	"	666	200	8
16	301-400	634	190	7
17	"	216	60	2
18	"	210	60	2
19	"	414	120	5
20	401-500	525	160	6
24	"	253	80	3
28	"	530	160	6
33	"	98	30	2
21	501-600	517	160	6
25	"	226	70	3
29	"	488	150	6
32	"	238	70	2
34	"	486	150	5
22	601-700	533	160	6
30	"	1134	350	11
23	701-800	284	90	3
31	"	203	60	2
Total (estratos 1-34)		16.070	4.780	181

### 2.2.2. Muestreo biológico (MUBI)

En cada pesca a lo largo de toda la serie se clasifica toda la captura por especies y es pesa dicha captura, para obtener por área barrida un índice de la biomasa total del banco. Las pescas se realizan en el rango de un mes, entre mediados de junio hasta mediados de julio. La estimación por área barrida se realiza por estrato considerando la captura media por milla de las pescas de cada estrato extrapolada a la superficie de cada estrato. La biomasa total es la suma de las biomاسas por estrato. La clasificación de las especies incluye la separación sistemática de las tres especies de *Sebastes* desde 1992,



excepto para los individuos menores de 15 cm que se clasifican como un grupo genérico de juveniles de *Sebastes*. En cada pesca se realiza un muestreo de frecuencia de tallas de cada especie, de toda la captura o de una submuestra representativa. En el caso de *Sebastes* se realiza por sexos independientemente, excepto para el grupo de juveniles. Este permite obtener, también por área barrida, una estimación de la abundancia por talla y sexo al total del banco.

En cada pesca se realiza un muestreo biológico completo de las especies principales, incluyendo *S. fasciatus*. El muestreo biológico incluye: talla, peso entero, peso eviscerado, sexo, extracción de ovario (si procede), extracción del otolito.

El muestreo de ovarios es un muestreo aleatorio estratificado por talla, es decir, para cada talla (cada cm para *S. fasciatus*), se recogen un número de gónadas determinado, pero los ejemplares muestreados deben de ser escogidos al azar entre todos los de la misma talla, independientemente del estado de madurez en que se encuentren.

Las gónadas se guardan en bolsas plásticas microperforadas y se almacenan en un bidón con formol previamente preparado. El formol utilizado para la fijación de las gónadas está diluido en agua al 4% (18 l de agua y 2 l de formol al 35-40%), tamponada con 120g de fosfato dibásico y 80 g de monobásico.

### **2.3.Muestreo dirigido FC16**

En la campaña de 2016 y de forma específica para el estudio de esta tesis se realizó un muestreo de *S. fasciatus* a mayores del habitual en campaña. El objetivo de este muestreo fue recoger ovarios en un estado de vitelogénesis avanzado, de forma aleatoria para sobremuestrear muestras para estudios de fecundidad y calidad de huevo. Las muestras se recogieron entre las que previamente no fueron recogidas en el muestreo biológico general. Se trata pues de complementar el muestreo de gónadas del MUBI general, no fue un muestreo paralelo y no se realizó antes del MUBI para no sesgar los resultados de este. No se tomaron gónadas que fueron destinadas al MUBI. Se recogieron 10 ejemplares por cada centímetro de talla a partir de 23 cm. Los datos recogidos de cada individuo fue el mismo que en el MUBI. Una vez se finalizó el muestreo, las gónadas fueron almacenadas en el bidón de formol (si se encuentran en bolsa microperforada) o en botes de 500 ml con formol tamponado.

### **2.4.Procesado de gónadas**

El procesado se llevó a cabo en el laboratorio de histología del Instituto de Investigaciones Marinas de Vigo y se analizaron las gónadas de 94 individuos. En vitrina de seguridad se extrae la gónada del recipiente o de la bolsa microperforada, se deja escurrir el máximo de formaldehído posible, se pesa la gónada en la balanza y una vez pesada se realiza el tallado (corte para el análisis histológico que se introduce en el casete) en la parte central de la gónada y por último se extrae una submuestra con una cantidad de 250 mg para la fecundidad.

#### **2.4.1. Histología**

Cada submuestra, de entre 0.2 y 0.5 cm de grosor, se introdujo en un casete de histología con su correspondiente código en formol tamponado al 3.6%. Se procede

después a la deshidratación de la muestra e infiltración de parafina en un procesador automático Leica TP 1020 según el protocolo habitual del laboratorio (Tabla 2).

*Tabla 2.- Protocolo de procesado de tejido gonadal usado*

Paso	Cubeta	Soluciones	Programas				
			P1	P2	P3	P4	P tipo
1	3	<b>Etanol 70%</b>	1h	5'	30'	45'	1h
2	4	<b>Primer Etanol 96%</b>	1h 30'	1h 30'	1h	1h 30'	2h
3	5	<b>Segundo Etanol 96%</b>	1h 30'	1h 30'	1h	1h 30'	2h
4	6	<b>Primer Etanol 100%</b>	1h 30'	1h 30'	1h	1h 30'	2h
5	7	<b>Segundo Etanol 100%</b>	1h 30'	1h 30'	1h	1h 30'	2h
6	8	<b>½ Etanol 100% - ½ Tolueno</b>	3h 30'	2h 15'	1h 30'	2h 15'	3h
7	9	<b>Primer Tolueno</b>	2h 30'	1h 30'	1h	1h 30'	2h
8	10	<b>Segundo Tolueno</b>	2h 30'	1h 30'	1h	1h 30'	2h
9	11	<b>½ Tolueno- ½ Parafina</b>	3h	2h 15'	1h 30'	2h 15'	3h
10	12	<b>Primera Parafina</b>	4h	3h	2h	3h	2h
11		<b>Segunda Parafina</b>					2h
<b>Total</b>			<b>22h 30'</b>	<b>16h 15'</b>	<b>11h 30'</b>	<b>17h 15'</b>	<b>23h</b>

A continuación, se procedió a la inclusión en bloques de parafina en un centro de inclusión Leica EG1150, y su desmoldado en la placa fría y preparación para microtomía. El desbastado de la muestra se realizó a 15µm en un micrótopo semi-motorizado Leica RM2145 hasta alcanzar una sección homogénea y entera de la muestra. Posteriormente se procedió al cortado a 3µm. Estas secciones se depositaron en un baño de agua caliente (42°C) para su estirado y recogida con un portaobjetos con el correspondiente código de la muestra y se depositaron en una estufa a 48°C para su secado durante 48 h. Los cortes histológicos se tiñeron con el protocolo de Hematoxilina-Eosina habitual del laboratorio (Tabla 2) el teñidor automático Leica Autostainer XL tras lo cual cada muestra se montó con permount. Se usó el corte histológico para determinar, al microscopio, el estado de madurez de la hembra, en función del grado de desarrollo de los ovocitos.

## 2.4.2. Formación y desarrollo de las gónadas

Para el análisis del desarrollo ovocítico se usó la clasificación y terminología descrita en Brown-Peterson et al. (2011). El proceso está dividido en 5 estados: crecimiento primario, alveolos corticales, vitelogénesis, maduración, pospuesta y regeneración.

### 2.4.2.1.Crecimiento primario

El crecimiento primario de la fase de la ovogenesis está marcado por el incremento del tamaño del ovocito, la formación de los orgánulos y la acumulación del RNA (Grier et al., 2009; Lubenz et al., 2010). En realidad, son dos estados: nucleolo-cromatina y estado perinucleolar: i) Nucleolo – cromatina: cada ovocito se rodea inicialmente de unas células prefoliculares de forma escamosas y se agrupan de forma anidada. Los ovocitos

tienen un núcleo muy grande, rodeado de una delgada capa de citoplasma. El núcleo contiene un nucléolo único, también muy grande, ii) Estado perinucleolar: A medida que el ovocito crece, el núcleo (vesícula germinal) también aumenta de tamaño y aparecen múltiples nucléolos, generalmente en la periferia. El citoplasma se tiñe uniformemente, aunque en su estado más avanzado puede observarse vacuolas en el citoplasma. Al final de este estado, en la superficie del ovocito se extienden numerosos *microvilli* al mismo tiempo que los materiales precursores del corion se empiezan a acumular en manchas.

Durante esta etapa los nucléolos aumentan en número, el cuerpo de Balbani se caracteriza por contener numerosos orgánulos, incluyendo mitocondrias y aparatos de Golgi, y la meiosis se detiene durante la última etapa de la profase hasta el final de la maduración del ovocito (Wallace y Selman, 1981; Grier *et al.*, 2009, Lubenz *et al.*, 2010; Shaw *et al.*, 2012). Estas estructuras se caracterizan por tener una gran cantidad de glicoproteínas que probablemente tengan una elevada importancia en el desarrollo del corion. El desarrollo de los alveolos corticales suele coincidir con el desarrollo de gotas lipídicas y vacuolas de aceite alrededor de la zona perinuclear (Patiño and Sullivan, 2002; Grier *et al.*, 2009; Lubenz *et al.*, 2010).

Cuando el pez madura y posteriormente en cada ciclo reproductivo un conjunto de ovocitos comienza a ser dependientes de la gonadotropina comenzando el periodo de crecimiento secundario, por el cual los ovocitos irremediablemente serán ovulados o reabsorbidos, se divide en los estados de alveolos corticales y vitelogénesis, y termina con la maduración final del ovocito.

#### **2.4.2.2. Alveolos corticales**

Este estado se caracteriza por la aparición de vesículas o alveolos en el citoplasma. Las vesículas aumentan de tamaño y número hasta formar varias filas en la periferia del citoplasma, dando origen a los alveolos corticales. Estas vesículas liberan su contenido en el espacio perivitelino dentro de las membranas del huevo durante fertilización. No constituyen vitelo en sentido estricto, ya que su función no será la de alimentar el embrión. La aparición de estas estructuras significa que ese ovocito ha comenzado el proceso de maduración y el pez ha entrado en la fase adulta.

El corion aparece (zona radiata, membrana vitelina, zona pelúcida) aparece normalmente en este estado y algunos autores utilizan la presencia de ambas estructuras (alveolos corticales y corion) para definir este estado. Sin embargo, el momento en el que el corion aparece varía según especies. La aparición de estas estructuras significa que ese ovocito ha comenzado el proceso de maduración y, por tanto, en condiciones normales, continuará el desarrollo de ese ciclo reproductivo.

#### **2.4.2.3. Vitelogénesis**

Al comienzo de la vitelogénesis se aprecian pocos gránulos de vitelo en la periferia, siendo poco abundantes y pequeños. A medida que avanza la vitelogénesis el tamaño y el número de gránulos aumenta y siguen en la periferia, y sigue habiendo presencia de vacuolas y pequeñas gotas lipídicas que comienzan a acumularse alrededor del núcleo del ovocito. A medida que avanza la vitelogénesis, los ovocitos continúan creciendo en diámetro conforme las gotas lipídicas y los gránulos de vitelo crecen tanto en número como en tamaño, llegando a ocupar todo el citoplasma.

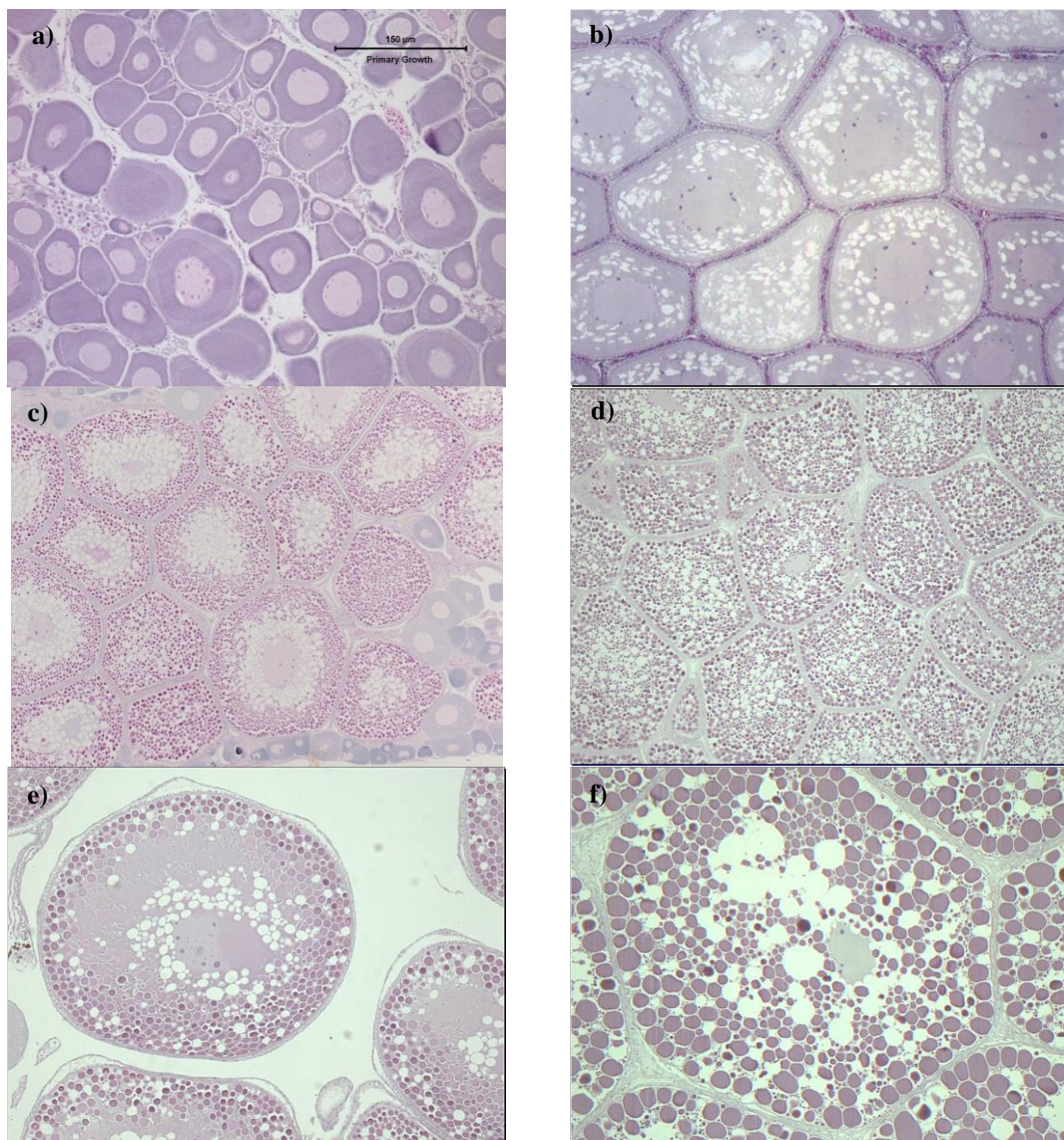
#### **2.4.2.4. Maduración final del ovocito**

Al finalizar la vitelogénesis, el vitelo coalesce alrededor de la periferia del ovocito y las gotas de lípidos empiezan a formar vacuolas cada vez más grandes en la periferia del núcleo. Éste comienza a migrar hasta la periferia del ovocito en el polo animal, las vacuolas se fusionan en una gota lipídica, y finalmente la membrana nuclear se desintegra completamente, la meiosis se reanuda con la meiosis, dando como resultado un ovocito diploide viable (Figura 9). Cuando se ha producido la maduración del ovocito se produce la liberación de los folículos ováricos y los ovocitos se denominan huevos. La liberación del huevo deja unos folículos irregulares denominados folículos postovulatorios. En especies vivíparas, como es el caso de *S. fasciatus*, la fertilización y el desarrollo de los embriones ocurre dentro del ovario.

#### **2.4.2.5. Embriogénesis**

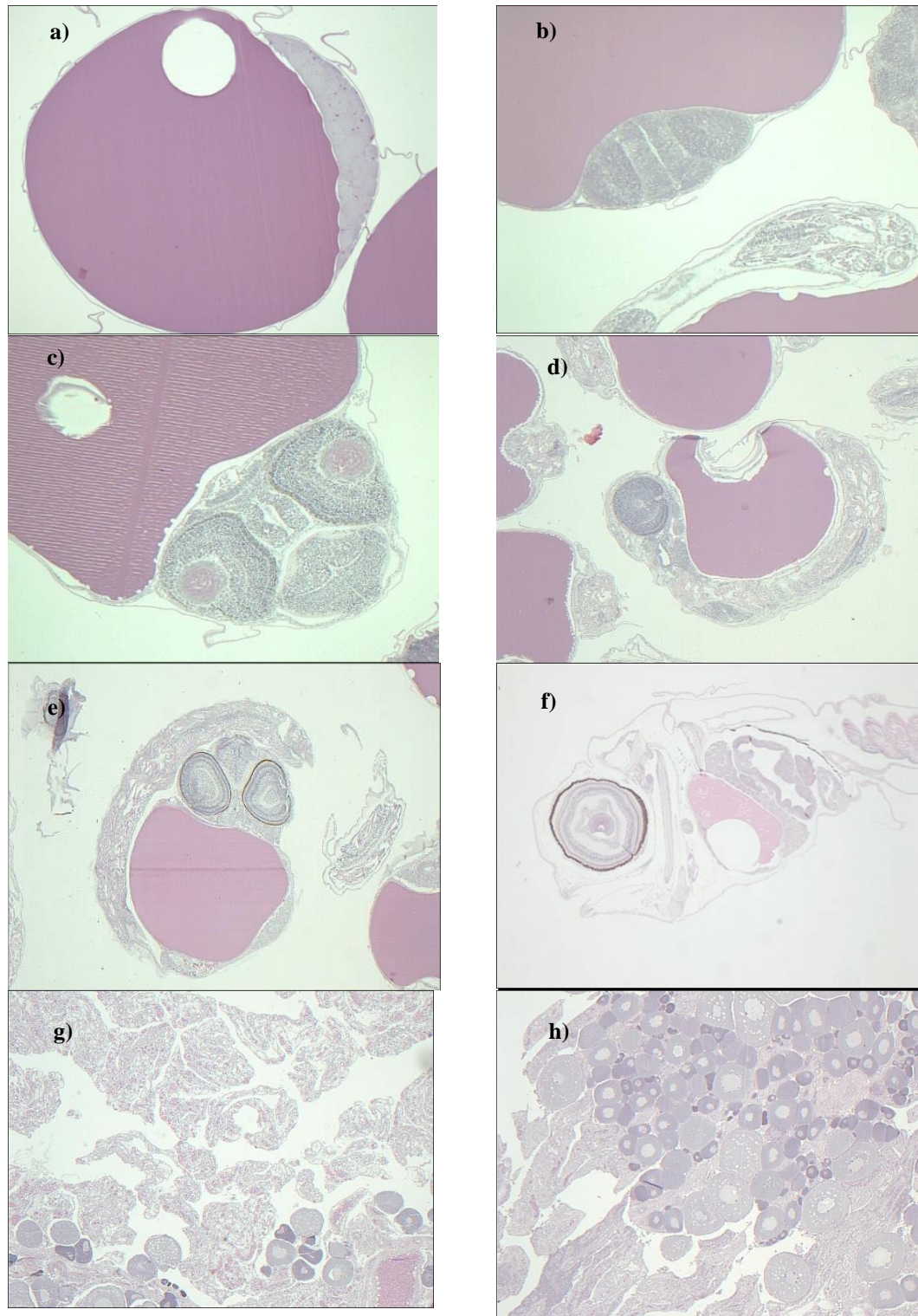
La embriogénesis es el proceso de desarrollo embrionario intralumenal, es decir, dentro del ovario (especies vivíparas). La duración de la embriogénesis intralumenal es muy variable entre especies, desde aquellas en el que los embriones permanecen poco tiempo en el ovario y salen al exterior en un estado temprano de desarrollo, hasta especies en el que el embrión se desarrolla notablemente, más allá de la fase larvaria, naciendo un individuo juvenil (típico de vivíparo matrotrofos).

En *S. fasciatus*, al ser una especie con viviparismo lecitotrófico, el papel de la madre tras la fertilización se limita al intercambio gaseoso y eliminación de la excreción. El embrión se desarrolla completamente antes de nacer, consumiendo prácticamente todo el vitelo. La eclosión se produce poco antes o poco después del parto. Las larvas que no llegan a nacer comienzan un proceso de degeneración y reabsorción por parte del ovario.



**Figura 9.-** Cortes histológicos de las gónadas. Desarrollo ovocítico: a) Ovocitos en crecimiento primario, b) ovocito en alveolos corticales, c,d y e) desarrollo de la vitelogénesis, f) Núcleos migratorios





*Figura 10.- Cortes histológicos de las gónadas. a) Larva en el comienzo del estado de cuerpo embrionario y folículo postovulatorio, b) Larva al final del estado del cuerpo embrionario, donde ya se distingue el cerebro y los ojos, c,d y e) Larva donde se identifica la pigmentación retinal y el tubo digestivo, pero aún conserva vitelo, f) Larva próxima a la puesta. Tubo digestivo totalmente formado, boca abierta. Carece de vitelo, g) Postpuesta, h) Recuperación*

#### **2.4.2.6. Embriogénesis**

Se dividió en diversos estados de acuerdo a las características principales de la morfogénesis del embrión: i) Cuerpo embriónico: Cuando se comienzan a distinguir las diferentes partes de la larva (ojos, cerebro); ii) Larvas definidas no pigmentadas, se distingue la forma de la larva, la cabeza y la cola. Aunque se distingan diferentes partes, en esta fase la retina no está pigmentada; iii) Larvas con ojos pigmentados, la retina está claramente pigmentada y todavía se observa gran cantidad de vitelo; iv) Parto, la retina está claramente pigmentada, muy formada, con la boca abierta y ya no hay presencia de vitelo. Hay larvas incluso que han podido eclosionar.

#### **2.4.2.7. Pospuesta y regeneración**

Tras el parto, en el ovario quedan los folículos postovulatorios, las larvas residuales y los ovocitos que se reabsorbieron en la atresia folicular (Aranzábal *et al.* 2009). No hay presencia mayoritaria de ovocitos, embriones o larvas. El ovario está desorganizado y se vuelven a apreciar ovocitos en crecimiento primario y sobre todo masas de folículos y algunos fragmentos de corion (Figura 10h).

El estado de madurez fue definido como: i) inmaduro para las hembras que presentaban exclusivamente ovocitos en crecimiento primario y ningún signo de actividad reproductiva anterior (ovarios en pospuesta, regeneración o recuperación); y ii) la presencia de ovocitos en crecimiento secundario, embriones u ovarios en pospuesta o regeneración son consideradas como maduras.

### **2.5. Fecundidad y calidad de los huevos**

El reclutamiento de ovocitos en *Sebastes* es de tipo determinado (Saborido-Rey *et al.*, 2015), esto es, todos los ovocitos están reclutados al momento de iniciar la ovulación (i.e., el número de ovocitos que potencialmente serán ovulados durante la época de reproducción [fecundidad potencial] se determina antes de la ovulación). El desarrollo de los ovocitos es de tipo sincrónico por grupos, por el que todos los ovocitos en crecimiento secundario se desarrollan al unísono con una distribución de diámetros unimodal (Murua y Saborido-Rey, 2003). La estimación de la fecundidad se estimó con el método gravimétrico que consiste en pesar el ovario y contar el número de huevos en una submuestra del ovario. El número de huevos en la submuestra se eleva al peso total del ovario. En este estudio se seleccionaron individuos que estaban en un proceso de vitelogénesis avanzado en los años 2000, 2007, 2015 y 2016. Se seleccionaron en base a las características histológicas antes descritas.

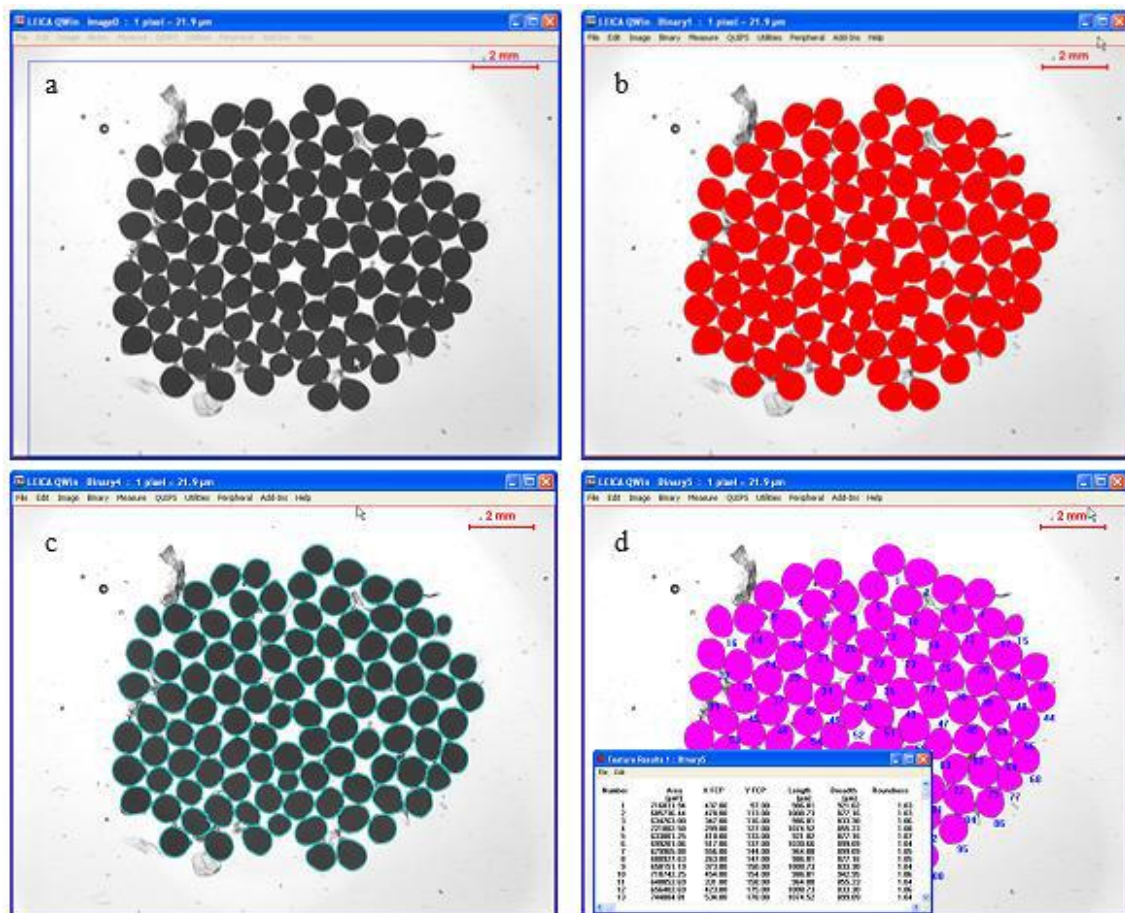
De cada individuo se tomó una submuestra de aproximadamente 250mg de la parte central del ovario. En estudios anteriores se demostró que no hay diferencias en la densidad de ovocitos entre las diferentes partes del ovario (Fran Saborido-Rey, com. per.). Los ovocitos se separaron del tejido conectivo mediante un proceso de lavado y se separaron por clases de talla mediante tamizado (se utilizaron tamices de 150µm, 300µm, 450µm y 600µm), para facilitar posteriormente el trabajo en análisis de imagen.

Los ovocitos se contaron y midieron mediante un sistema de análisis de imágenes procesadas por medio de un ordenador. Las mediciones se realizaron con el programa QWin (Leica Imaging Systems) en un ordenador conectado a una Tablet Wacom (DTZ –

1200W) y a su vez a un macroscopio automatizado (Leica Z6 APOA). El sistema lo que genera son imágenes calibradas de manera automática a cualquier magnificación. Debido a la cantidad de ovocitos medidos por muestra (ca.1000) se dividió cada una de las muestras en 3 – 6 submuestras, cada una de ella analizadas individualmente. La submuestra se lavó repetidas veces debido a que estaba almacenada en formol. Se deposita en un vidrio de reloj con una pequeña cantidad de agua y se coloca debajo del objetivo del macroscopio. El análisis de imagen identifica cada ovocito incluso cuando se están tocando. Los ovocitos se contaron y midieron mediante una rutina computacional semiautomática desarrollada por Fran Saborido-Rey. La rutina permite cargar o adquirir una imagen digital (Figura 11a) que es transformada automáticamente al replicar operadores morfológicos sucesivos (erosión y dilatación), hasta convertir los datos de la imagen en una imagen binaria que representa con precisión los ovocitos que se van a medir y contar (Figura 11b). Los ovocitos en la imagen binaria se separan mediante algoritmos de segmentación (Figura 11c). Durante el proceso automático, el usuario puede intervenir manualmente en los principales pasos e ir modificando los parámetros del algoritmo. La rutina realiza varias mediciones de cada objeto binario, en este caso del ovocito (Figura 11d). Dependiendo de la esfericidad que se determine (esfericidad en torno a 1) unos ovocitos u otros serán descartados para el análisis.

El número total de ovocitos en la submuestra se usó para estimar la fecundidad, mientras que el diámetro de los huevos, tal y como se obtiene en la misma rutina de análisis se usó como indicador de la calidad de los huevos. Para cada hembra se estimó el diámetro medio.





**Figura 11.-** Imágenes mostrando los diferentes pasos de la rutina semiautomática para contar y medir ovocitos. (a) Imagen digital original de los ovocitos antes del análisis. (b) La misma imagen con una capa binaria sobrepuesta (capa roja) que muestra el área seleccionada para realizar las mediciones y los conteos. (c) Imagen binaria después de aplicar los algoritmos de segmentación y que muestra a los ovocitos individuales (contornos azules). (d) Ejecución de las mediciones automáticas de los objetos binarios (i.e., los ovocitos; capa rosa). Obtenido de Saborido Rey et al (2015).

Para estudiar la existencia de efectos maternos sobre la productividad de la población, se analizó la relación entre tres atributos maternos (talla, peso eviscerado y factor de condición) con la fecundidad absoluta, la fecundidad relativa, el diámetro y el peso de la gónada. El factor de condición, K, se estimó como la relación entre el peso eviscerado y la talla elevada al cubo. La fecundidad relativa se estimó como la relación entre la fecundidad absoluta y el peso eviscerado de la hembra. El peso de la gónada se usó como índice de inversión energética o esfuerzo reproductivo.

Se estudió primero el modelo de ajuste adecuado para cada relación (lineal o potencial), y a continuación se ajustó mediante GLMs cada relación entre la variable respuesta (rasgo reproductivo) y la explicativa (atributo maternal), tanto para cada variable explicativa (relación simple) como construyendo modelos completos (relación múltiple). Se analizó qué conjunto de variables explicaban la mayor parte de la variabilidad de los rasgos reproductivos. Se usó R (R Core Team, 2015) para analizar los datos mediante ajustes lineales y potenciales mediante modelos lineales generalizados

(GLM) y el criterio de información de Akaike (AIC) para seleccionar el mejor modelo. Se decidió usar un GLM gaussiano para investigar los efectos maternos, para cada atributo femenino por separado.

## 2.6. Ojivas de madurez

Se estimó el estado de madurez basándose en el grado de desarrollo ovocítico de cada ovario en cortes histológicos. Cada hembra fue definida como inmadura (0) o madura (1) y los resultados ajustados a una función logística, característica de la ojiva de madurez. La curva logística se ajusta a la proporción de hembras maduras para cada clase de talla, siguiendo el siguiente modelo:

$$\hat{P} = \frac{1}{1 + e^{-(\alpha + \beta L)}}$$

Donde P es la proporción de hembras maduras;  $\alpha$  y  $\beta$  los coeficientes de la ecuación logística y L la talla de la hembra. Las curvas fueron ajustadas en R (R Core Team, 2015), por tanto, se usó un GLM gaussiano con las variables log-transformadas excepto el peso eviscerado para investigar los efectos maternos en la fecundidad. Se utilizó GLM simple para observar el comportamiento de las variables por separado y GLM múltiple para observar el comportamiento de todas las variables juntas.

Como indicador de la dinámica temporal de la maduración se usó la  $L_{50}$ , la talla a la cual la mitad de la población de hembras es madura, estimada como:

$$L_{50} = -\alpha / \beta$$

## 2.7. Producción total de huevos

La producción total de huevos (TEP en sus siglas en inglés) se considera un índice mejorado del potencial de reclutamiento comparado con la estimación de la biomasa reproductora (Marshall *et al.*, 1998). TEP fue estimado para el total del banco por cada clase de talla ( $I$ ) y año ( $a$ ):

$$TEP_{I,a} = N_{I,a} * M_{I,a} * F_{I,a}$$

donde  $N_{I,a}$  es la abundancia de las hembras por talla cada uno de los años de la serie histórica estimadas por área barrida para el conjunto del banco de Flemish Cap.  $M_{I,a}$  es la proporción de hembras maduras para cada talla y cada año, estimada a partir de las ojivas de maduración.  $F_{I,a}$  corresponde a los valores de fecundidad para cada clase de talla y año.

Como la fecundidad solo estuvo disponible para los años estudiados en esta tesis (2000, 2007, 2015 y 2016), para el resto de la serie histórica la fecundidad se consideró invariable, de la siguiente manera: de 1992 a 2000 se usó la fecundidad de 2000, de 2001 a 2007 se usó la fecundidad de 2007 y de 2008 a 2016 se usó la fecundidad de 2015 y 2016.

## 2.8.Relación stock-reclutamiento

Cómo índice de reclutamiento se usó el reclutamiento a la edad 4 a partir del eXtended Survival Analysis (XSA) realizado en 2017 (Ávila de Melo et al., 2017) Los datos de la campaña para las edades 1-3 no son una buena estimación del reclutamiento pues estas edades no están totalmente reclutadas al arte usado en la campaña, por lo que es preferible usar los resultantes del modelo de evaluación.

Cómo índices de potencial reproductivo o “stock” en la relación stock-Reclutamiento se usaron los siguientes:

- La biomasa reproductora (SSB en sus siglas inglesas), estimada a partir de los resultados de XSA. Esta relación SSB-R es la usada en la evaluación analítica de *Sebastes* en Flemish Cap y para la estimación de puntos de referencia biológicos y las proyecciones de captura. Por tanto, esta SSB engloba tanto a *S. fasciatus* como *S. mentella*. Para hacer una correcta gestión y evaluación de los recursos de *S. fasciatus* se debería de hacer una separación de las especies como se hace en las campañas oceanográficas, algo que no se hace en las capturas de los barcos comerciales.
- Abundancia de hembras maduras de *S. fasciatus*,  $N_{l,a}$ , estimada para todas las tallas y para tallas mayores de 25 y 30 cm.
- Biomasa reproductora de hembras (FSSB en sus siglas inglesas), estimada a partir de las abundancias de las hembras, de las ojivas y del peso medio de las hembras a partir de las estimaciones de la campaña, que por tanto son índices muestrales, pero no ajustados a la dinámica de la población.
- Producción Total de Huevos (TEP).

Para cada variable se ajustó un modelo de Ricker:

Ricker describe la relación entre la población desovante y el reclutamiento en función de una ecuación exponencial. La ecuación describe normalmente una curva donde se aprecian dos tendencias: la parte izquierda de la curva tiene una pendiente positiva, iniciándose a partir del origen cero con un rápido incremento en los valores de reclutamiento a medida que se incrementa el tamaño de la población desovante. Este incremento del reclutamiento se va haciendo cada vez menor, hasta que a cierto nivel de población desovante se genera el reclutamiento máximo, y a partir de ese punto el reclutamiento se va reduciendo con los sucesivos incrementos en la población desovante, mostrando una clara pendiente negativa.

Formula:

$$R = a P e^{-bP},$$

donde R = reclutamiento, P = Tamaño del stock de reproductores, a = coeficiente denso – independiente. Dadas unas condiciones ambientales, indica el nº de reclutas por progenitor cuando no hay mortalidad compensatoria. Depende de las características genóticas de los progenitores, de la fecundidad teórica y de las condiciones abióticas del medio, b = coeficiente denso – dependiente. Depende de la fecundidad media, el

alimento disponible y la presión de predación y competencia. Ajustado con R, librería FSA, FSAdata, nlstools y plotrix. Para comparar los modelos, se usó MAE, que es el promedio de las diferencias absolutas entre los reclutamientos observados y los predichos, estimada como:

$$\text{MAE} = \frac{\sum_{i=1}^n |Y_i - \hat{Y}|}{n}$$

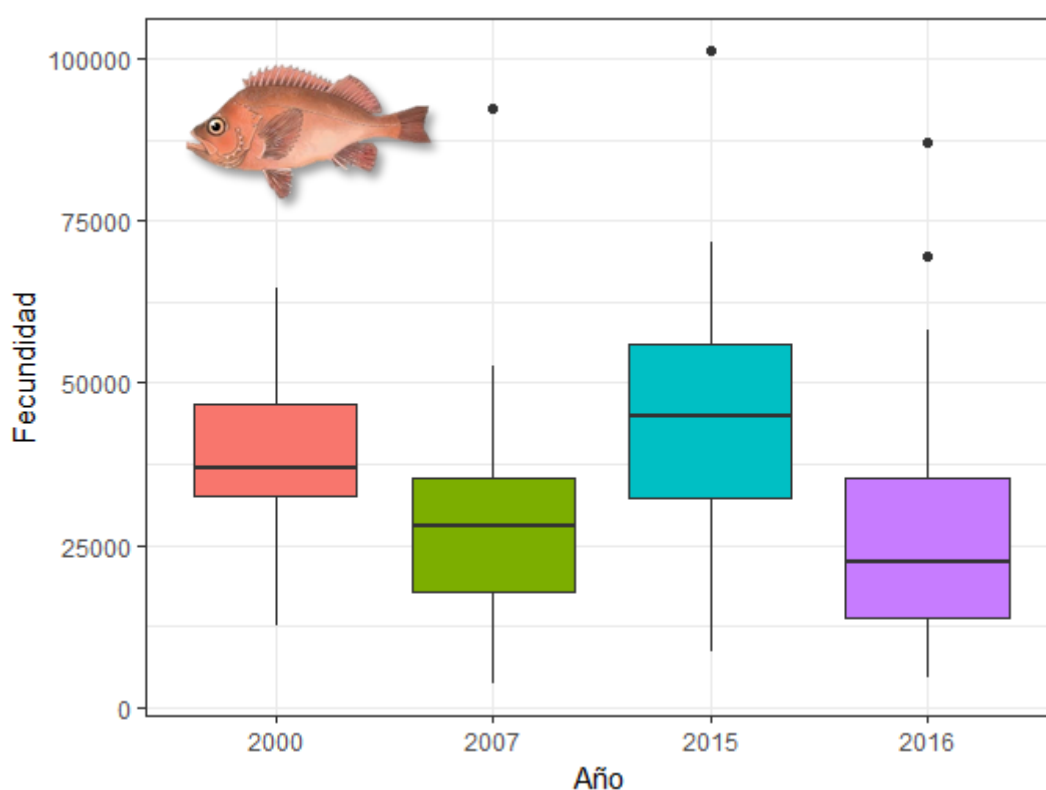


### 3. RESULTADOS

#### 3.1.EFECTOS MATERNALES

##### 3.1.1. Fecundidad potencial

La fecundidad potencial de *S. fasciatus* varió de 3511 a 101340 ovocitos en hembras con tallas comprendidas entre 22 a 44 cm (148 a 1190 g). La fecundidad potencial promedio se estimó en 35766 ovocitos. La fecundidad potencial varió entre años, siendo 2015 el año que más fecundidad tuvo, seguido del 2000, 2007 y 2016 (Figura 12).



*Figura 12.- Box plot de la fecundidad potencial para cada uno de los años.*

Para cada uno de los años el promedio de la fecundidad fue, para el año 2000 de 39000 ovocitos y una talla media de 31 cm. Para el 2007 la fecundidad promedio fue de 30419 ovocitos con una talla media de 30 cm. Para el año 2015 la fecundidad promedio fue de 45631 ovocitos con una talla media de 35 cm y para el año 2016 la fecundidad promedio fue de 28441 ovocitos con una talla media de 31 cm.

La relación entre la fecundidad potencial y los atributos maternos se ajustaron significativamente a una función potencial más que a una lineal (basándose en la comparación de la distribución de los residuos) para la talla y el factor de condición, K; mientras que, para el peso eviscerado, la función lineal mostró un mejor ajuste (Figura 13). La fecundidad potencial aumentó significativamente con las características maternas talla y peso eviscerado, pero no con el factor de condición (Tabla 3), (K).

La fecundidad potencial aumentó de forma significativa con respecto a la talla ( $p < 0.001$ , Tabla 3), con un coeficiente de determinación de 0.67 (Tabla 3). A mayor tamaño de la hembra la fecundidad se incrementa de manera potencial, aunque existe una notable variabilidad dentro de cada talla; así para un tamaño de hembra de 30 cm, la fecundidad varió entre 4616 a 37350 ovocitos. El coeficiente alométrico de la relación de la fecundidad con la talla fue significativamente mayor de 3 (95% CI [3.38, 4.78]), Tabla 3).

Se observaron diferencias significativas en la fecundidad entre años (Tabla 3). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2016 ( $p < 0.001$ ) y 2000-2015 ( $p < 0.005$ ), pero no se observaron diferencias significativas entre 2000-2007 y 2015-2016 (Tabla 3). Las hembras del año 2015 fueron las más fecundas, seguidas de las hembras pertenecientes al año 2000, 2007 y por último las hembras del año 2016. Entre el año 2000 y 2007, para un mismo tamaño de la hembra la fecundidad es superior en el año 2000, pero esta tendencia no es constante a lo largo de todas las tallas.

Considerando una hembra modelo de 32 cm, observamos que entre el año 2000 y 2015 la fecundidad varió considerablemente, siendo en el año 2000 una fecundidad promedio fue de 39124 ovocitos mientras que en el 2015 fue de 24018 ovocitos, es decir, una diferencia de 39%. De igual forma, entre el año 2007 y 2015 la fecundidad varió aún más significativamente, ya que en el 2015 la fecundidad promedio fue de 24018 ovocitos mientras que en el 2007 fue de 34506 ovocitos, es decir, se produjo un decrecimiento de la fecundidad en un 30%. Entre el 2015 y 2016 no hubo diferencias significativas ( $p = 0.91335$ ), ya que para una hembra de 32 cm la fecundidad varió desde 24018 ovocitos en 2015 hasta 24018 ovocitos en 2016.

La fecundidad potencial en función del peso eviscerado varió en un rango de 148 g, con una fecundidad potencial de 3511 ovocitos (individuo perteneciente al año 2007) hasta un peso eviscerado de 1190 g y una fecundidad potencial de 101340 ovocitos (individuo perteneciente al año 2015). El promedio del peso eviscerado asociado al promedio de la fecundidad potencial en *S. fasciatus* fue de 35766 ovocitos con un peso medio de 473 g. La fecundidad potencial aumentó de forma significativa conforme aumenta el peso eviscerado de la hembra ( $p < 0.001$ , Tabla 3), con un coeficiente de determinación de 0.63 (Tabla 3).

Se observaron diferencias significativas en la fecundidad entre años (Tabla 3). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2015 ( $p < 0.05$ ), pero no se observaron diferencias significativas entre 2000-2007, 2000-2016, 2007-2015, 2007-2016 y 2015-2016. Las hembras del año 2015 fueron las que presentaban un mayor peso, seguidas de las hembras del 2000, 2007 y 2016.

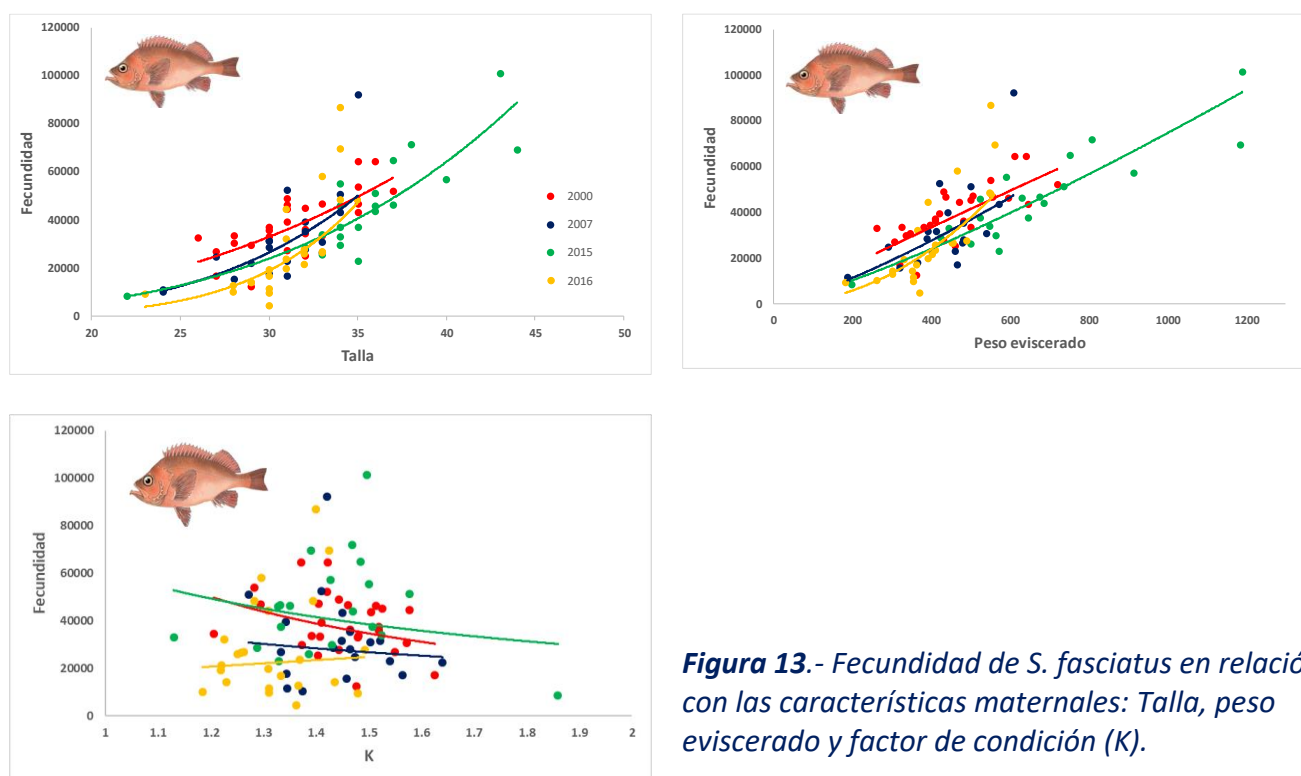
Considerando una hembra de 500 g de peso, observamos que entre el año 2000-2015 hay un descenso de la fecundidad de 41467 a 31681, es decir, una tasa de decrecimiento del 24%. En el resto de años, la fecundidad no varió con el peso (Tabla 3).

El factor de condición varió en un rango de 1.13 a 1.86, con una fecundidad potencial de 33174 ovocitos (individuo perteneciente al año 2015) hasta un valor del factor de condición de 1.85 y una fecundidad potencial de 8589 (individuo de 2015). El promedio del factor de condición para esta especie fue de 1.4, asociado a una fecundidad potencial de 35766 ovocitos, siendo las hembras del año). La fecundidad potencial no tuvo significancia con respecto al factor de condición ( $p = 0.4253$ ) La fecundidad potencial no

sigue ningún patrón característico conforme aumenta el factor de condición, es decir, no existe ninguna tendencia significativa en los datos, confirmándose con el estadístico ( $p = 0.4253$ , Tabla 3) con un coeficiente de determinación de 17% (Tabla 3).

Se observaron diferencias significativas en la fecundidad entre años (Tabla 3). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2016 ( $p < 0.05$ ), 2007-2015 ( $p < 0.05$ ) y 2015-2016 ( $p < 0.05$ ), pero no se observaron diferencias significativas entre 2000-2007, 2000-2015 y 2015-2016 (Tabla 3). Las hembras del año 2000 fueron las que presentaban un factor de condición más alto, seguidas de las hembras del año 2007, 2015 y 2016.

Considerando una hembra promedio con un factor de condición de 1.45, observamos que entre los años 2000-2016 la fecundidad varió de 36688 ovocitos (2000) hasta 13282 ovocitos (2016), es decir, hubo una tasa de descenso del 64%. Para el 2007-2015 la fecundidad se incrementó un 31% de 2007 (27579 ovocitos) hasta 2015 (39988 ovocitos). Entre 2015-2016 hubo un descenso en la fecundidad potencial de 39988 ovocitos (2015) hasta 13282 ovocitos (2016), es decir, una diferencia del 67%. Entre 2000-2015 no hubo diferencias significativas ( $p = 0.95117$ ), ya que la variación de la fecundidad potencial fue mínima, exactamente hubo un incremento del 8% hasta el 2015. Entre 2000-2007 no se detectaron diferencias significativas ( $p = 0.09$ ), aunque la variación de la fecundidad potencial varió de 36688 ovocitos (2000) hasta 27579 ovocitos (2007), es decir, hubo un descenso del 24%.



**Figura 13.-** Fecundidad de *S. fasciatus* en relación con las características maternas: Talla, peso eviscerado y factor de condición ( $K$ ).

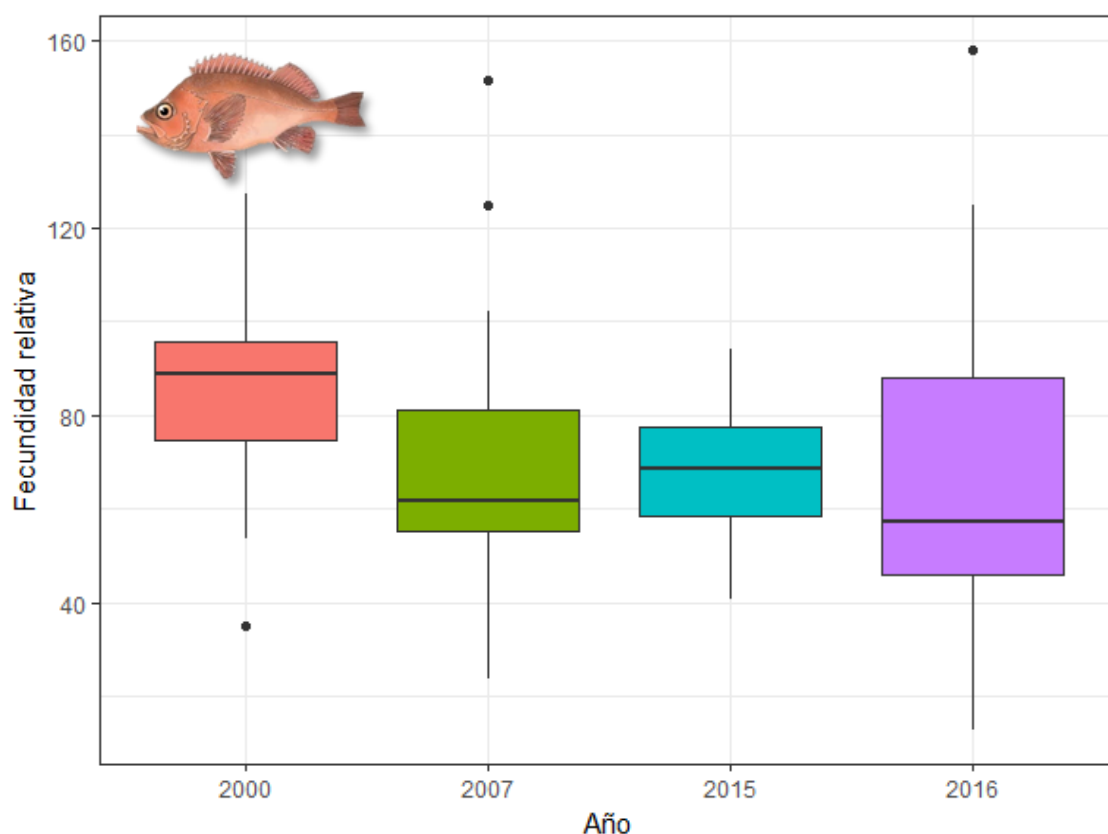


**Tabla 3.-** Efectos maternos de la talla, peso eviscerado y factor de condición (K) en la fecundidad potencial. Resultados modelo lineal generalizado de las variables transformadas al logaritmo. Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación fecundidad potencial con la talla, peso eviscerado y factor de condición (K).

	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>t - value</b>	<b>P</b>	<b>Post hoc Test TukeyHSD</b>			
(Intercept)	-3.5341	1.2243	-2.887	0.0049				
<b>log(talla)</b>	4.08	0.3549	11.495	< 2e-16		2000	2007	2015
year2007	-0.1941	0.1075	-1.806	0.07432	2007	0.26856		
year2015	-0.3616	0.115	-3.144	0.00227	2015	0.00896	0.55672	
year2016	-0.4403	0.1025	-4.296	4.48E-05	2016	< 0.001	0.11529	0.91335
<i>Devianza explicada = 67%</i>								
	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>t - value</b>	<b>P</b>	<b>Post hoc Test TukeyHSD</b>			
(Intercept)	-3805.467	4485.386	-0.848	0.39851				
<b>Peso_eviscerado</b>	93.732	8.503	11.023	< 2e-16		2000	2007	2015
year2007	-3843.995	3453.65	-1.113	0.26873	2007	0.6789		
year2015	-11943.313	3861.887	-3.093	0.00266	2015	0.0103	0.227	
year2016	-5194.567	3337.836	-1.556	0.12323	2016	0.4008	0.981	0.3715
<i>Devianza explicada = 63%</i>								
	<b>Estimate</b>	<b>Std.error</b>	<b>t - value</b>	<b>P</b>	<b>Post hoc Test TukeyHSD</b>			
(Intercept)	10.76545	0.33032	3.26E+01	<2e-16				
<b>log(K)</b>	-0.67796	0.84649	-0.801	0.4253		2000	2007	2015
year2007	-0.38674	0.16751	-2.309	0.0233	2007	0.09577		
year2015	0.09057	0.17024	0.532	0.596	2015	0.95117	0.04188	
year2016	-0.56119	0.17874	-3.14	0.0023	2016	0.00904	0.7877	0.00264
<i>Devianza explicada = 17%</i>								

### 3.1.2. Fecundidad relativa

La fecundidad relativa de *S. fasciatus* varió de 12 a 158 ovocitos g de peso eviscerado, con un promedio de 73 ovocitos g en hembras cuyas tallas están comprendidas entre 22 y 44 cm. La fecundidad relativa varió entre años, siendo 2000 el año que más fecundidad relativa registró, seguido del 2015, 2007 y 2016 (Figura 14).



**Figura 14.-** Box plot de la fecundidad relativa para cada uno de los años.

La relación entre la fecundidad relativa y los atributos maternos se ajustaron significativamente a una función potencial más que a una lineal (basándose en la comparación de la distribución de los residuos) para la talla y el factor de condición, K; mientras que, para el peso eviscerado, la función lineal mostró un mejor ajuste (Figura 15). La fecundidad relativa aumentó significativamente con las características maternas talla y peso eviscerado, pero no con el factor de condición (Tabla 4).

La fecundidad relativa se incrementa de forma significativa con respecto a la talla ( $p < 0.001$ , Figura 15, Tabla 4), con un coeficiente de determinación de 0.23 (Tabla 4). Se observa una tendencia positiva para 2007, 2015 y 2016 en que al aumentar la talla del pez aumenta la fecundidad relativa, mientras que la tendencia en el 2000 es nula. Para una hembra modelo de 32 cm, la fecundidad relativa varió de 53.52 hasta 90.43 ovocitos g de peso eviscerado.

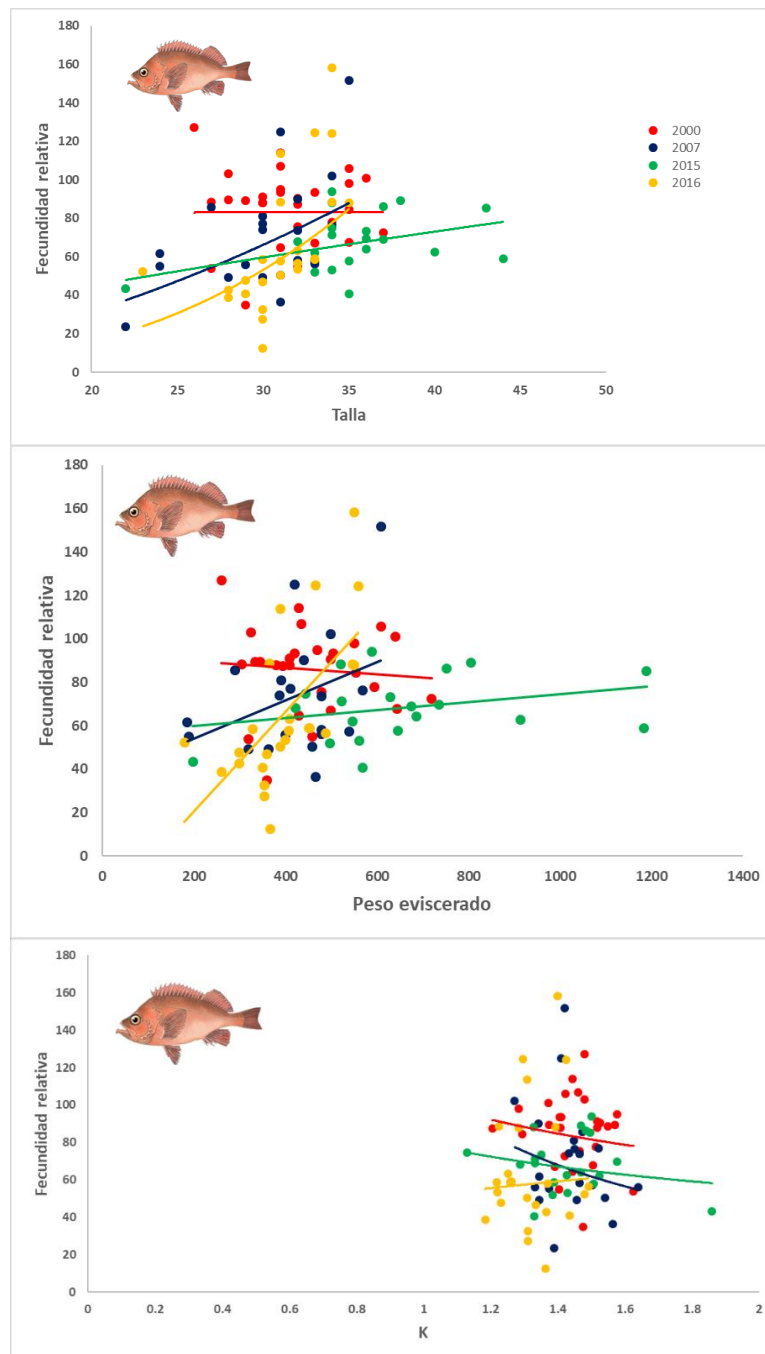
Se observaron diferencias significativas en la fecundidad relativa entre años (Tabla 4). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2015 ( $p < 0.01$ ), 2000-2016 ( $p < 0.01$ ) pero no se observaron diferencias significativas entre 2000-2007, 2007-2015, 2007-2016 y 2015-2016.

Para un tamaño de una hembra de 32 cm, observamos que entre el año 2000 y 2015 la fecundidad relativa varió de forma significativa, siendo en el 2000 el valor más alto de fecundidad relativa (83.29 ovocitos g de peso eviscerado) frente al 2015 (62.37 ovocitos g de peso eviscerado), es decir, un descenso del 25%. Entre el 2000-2016 la fecundidad relativa también varió significativamente, con un descenso del 23%. Entre el 2000-2007 no hubo diferencias significativas ( $p=0.32$ ), con una diferencia del 10%. Entre 2007-2015 y 2007-2016 no hubo diferencias significativas ( $p=0.43$  y  $p=0.4$  respectivamente) con un descenso de la fecundidad del 16% para 2015 y del 14% para 2016. Entre 2015-2016 no hubo diferencias significativas ( $p=0.99$ ), con un incremento del 1% del 2015 al 2016.

La fecundidad relativa aumentó de forma significativa con respecto al peso ( $p < 0.001$ , Figura 15, Tabla 4), con un coeficiente de determinación de 0.17 (Tabla 4). Se observaron tendencias positivas para el 2007, 2015 y 2016, mientras que para el 2000 no (Tabla 4). La fecundidad relativa en función del peso eviscerado varió en un rango de 148 y 1190 g de peso eviscerado, con una fecundidad relativa de 12.57 y 158 g-1. El promedio del peso eviscerado a la fecundidad relativa es de 473 g de pez y 73 g-1.

La fecundidad relativa no aumentó de forma significativa con respecto al factor de condición ( $p=0.40817$ , Tabla 4), con un coeficiente de determinación de 0.13 (Tabla 4). Se determinó que la fecundidad relativa no se ve afectada por el factor de condición del pez. Se observaron diferencias significativas en la fecundidad relativa entre años (Tabla 4). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2016 ( $p < 0.001$ ). Entre el resto de niveles no existen diferencias significativas.

Considerando una hembra con un factor de condición promedio de 1.45, observamos que la fecundidad relativa varió considerablemente, siendo en el 2000 una fecundidad relativa de 83.12 y en el 2016 de 60.07, es decir, una diferencia del 27%. En el resto de niveles no hubo diferencias significativas.



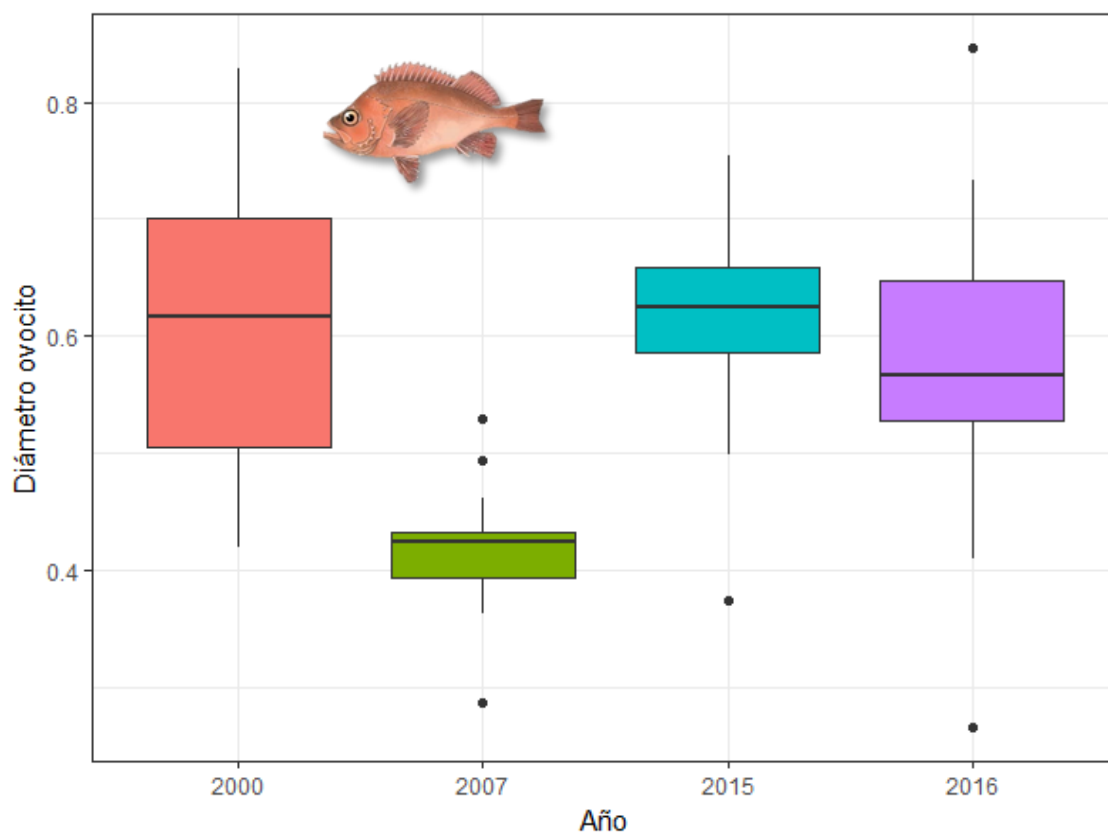
**Figura 15.-** Fecundidad relativa de *S. fasciatus* en relación con las características maternas: Talla, peso eviscerado y factor de condición (*K*).

**Tabla 4.-** Efectos maternos de la talla, peso eviscerado y factor de condición (K) en la fecundidad relativa Resultados modelo lineal generalizado de las variables transformadas al logaritmo.  
Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación fecundidad relativa con la talla, peso eviscerado y factor de condición (K).

	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	0.09598	1.1997	0.08	0.936416				
<b>log(talla)</b>	1.2563	0.34782	3.612	0.000505		2000	2007	2015
year2007	-0.17927	0.10533	-1.702	0.092289	2007	0.32066		
year2015	-0.36693	0.11269	-3.256	0.001605	2015	0.0064	0.43877	
year2016	-0.34682	0.10044	-3.453	0.000855	2016	0.00314	0.4074	0.99822
Devianza explicada = 23%								
	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	63.10424	9.44594	6.681	2.07E-09				
<b>Peso_eviscerado</b>	0.04975	0.01791	2.778	0.00668		2000	2007	2015
year2007	-12.33156	7.27317	-1.695	0.09352	2007	0.32313		
year2015	-27.50389	8.13289	-3.382	0.00108	2015	0.00389	0.32734	
year2016	-16.91673	7.02927	-2.407	0.01819	2016	0.07458	0.92692	0.62576
Devianza explicada = 17%								
	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	4.5941	0.2192	20.954	< 2e-16				
<b>log(K)</b>	-0.4669	0.5618	-0.831	0.40817		2000	2007	2015
year2007	-0.2403	0.1112	-2.161	0.033377	2007	0.13355		
year2015	-0.2315	0.113	-2.049	0.043481	2015	0.16995	0.99986	
year2016	-0.4075	0.1186	-3.435	0.000906	2016	0.00312	0.53376	0.48751
Devianza explicada = 13%								

### 3.1.3. Promedio diámetro

El diámetro del ovocito de *S. fasciatus* varió de 0.26 hasta 0.84 mm en hembras con tallas comprendidas entre 22 y 44 cm. El diámetro promedio se estimó en 0.56 mm, 2015 fue el año en el cual el promedio del diámetro de los ovocitos fue mayor, seguido del 2000 (con variabilidad), 2016 y por último 2007 (Figura 16).



*Figura 16.- Box plot del diámetro del ovocito para cada uno de los años.*

La relación entre el diámetro del ovocito y los atributos maternos se ajustaron significativamente a una función potencial más que a una lineal (basándose en la comparación de distribución de los residuos) para la talla y el factor de condición, K; mientras que, para el peso eviscerado, la función lineal mostró un mejor ajuste (Figura 17).

El diámetro del ovocito aumentó significativamente con las características maternas talla y peso eviscerado, pero no con el factor de condición (Tabla 5). El diámetro de los ovocitos aumentó de forma significativa con respecto a la talla ( $p < 0.001$ , Tabla 5) con un coeficiente de determinación de 0.55 (Tabla 5). A mayor tamaño de la hembra el diámetro de ovocito incrementa (Figura 17).

Se observaron diferencias significativas en el diámetro de los ovocitos entre años (Tabla 5). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2007 ( $p < 0.001$ ), 2007-2015 ( $p < 0.001$ ) y 2007-2016 ( $p < 0.001$ ), pero no se observaron diferencias significativas entre 2000-2015, 2000-2016 y 2015-2016. El intervalo va desde

la hembra más pequeña de 22 cm, uno de 2007 (0.28 mm) y el otro de 2015 (0.37 mm) hasta los 0.84 mm (una hembra del 2016).

Considerando una hembra modelo de 32 cm, observamos que entre el año 2000 y 2007 el diámetro de los ovocitos varió considerablemente, siendo en el 2000 un diámetro predicho por nuestro modelo de 0.608 mm, mientras que en 2007 fue de 0.428 mm, es decir un descenso del diámetro del 30% (0.18 mm). Entre 2007 y 2015 el diámetro de los ovocitos también varió de forma significativa, siendo para el 2007 un diámetro de 0.428 mm y en 2015 de 0.57 mm, es decir, se incrementó el diámetro un 25% (0.14 mm). También se observan diferencias significativas entre el 2007 y 2016, siendo en el 2007 un diámetro de 0.428 mm y en 2016 de 0.602 mm, es decir, el diámetro de los ovocitos se incrementó un 28% (0.17 mm).

El diámetro del ovocito en función del peso eviscerado varió en un rango de 148 g, con un diámetro de 0.28 mm hasta un peso eviscerado de 1190 g y un diámetro de ovocito de 0.69 mm. Cabe destacar que la hembra con mayor peso eviscerado no es la que tiene el diámetro ovocitario más grande. El promedio del peso eviscerado fue de 473 g, asociado a un promedio de diámetro de los ovocitos de 0.56 mm. El diámetro del ovocito se incrementó de forma significativa con respecto al peso eviscerado ( $p < 0.00067$ ), con un coeficiente de determinación de 0.47 (Tabla 5).

Se observaron diferencias significativas en el diámetro de los ovocitos entre años (Tabla 5). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2007 ( $p < 0.001$ ), 2007-2015 ( $p < 0.001$ ) y 2007-2016 ( $p < 0.001$ ).

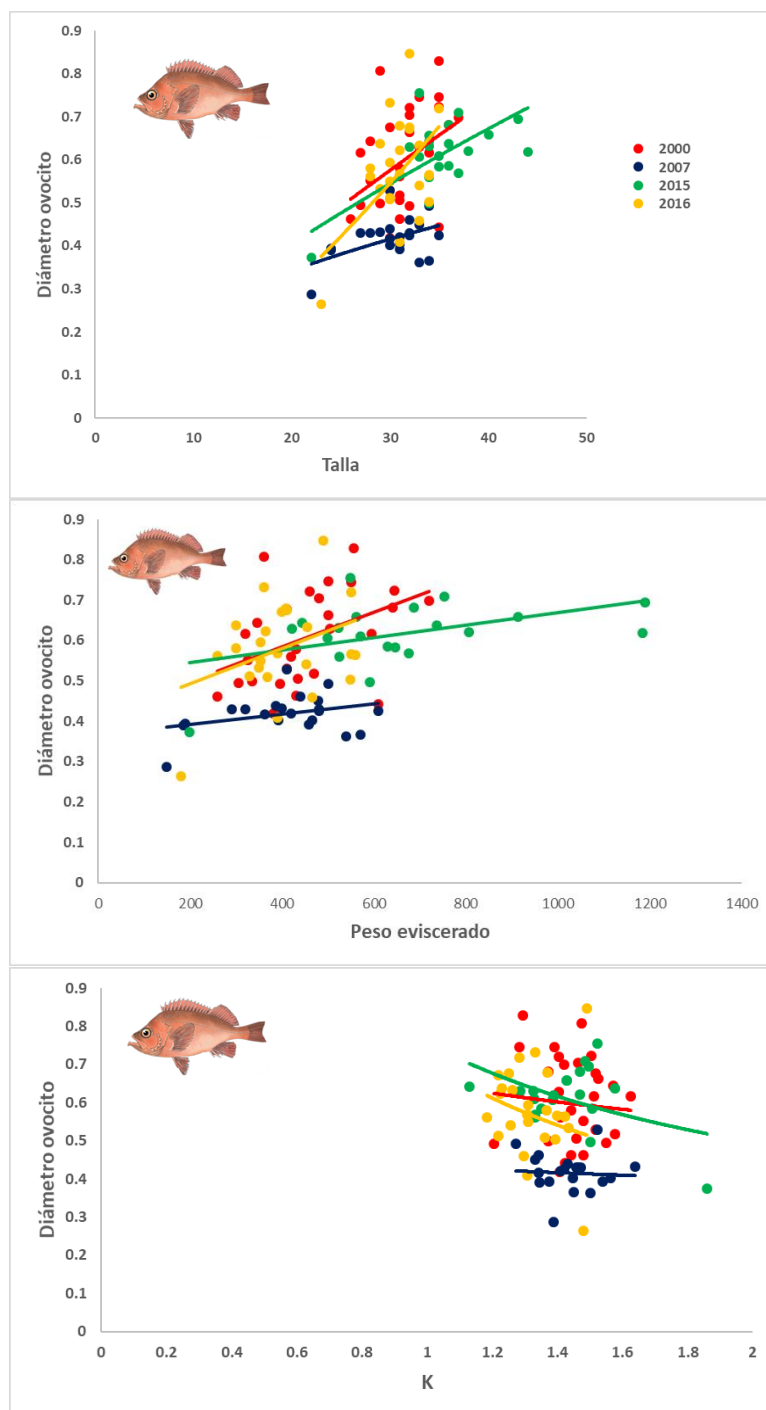
Considerando una hembra de 500 g de peso, observamos que entre 2000 y 2007 hay un descenso en el diámetro de los ovocitos de 0.61 mm (2000) hasta 0.42 mm (2007), es decir, una diferencia del 32% (0.19 mm). Entre el 2007 y 2015 hay un incremento del diámetro de los ovocitos desde 0.42 mm (2007) hasta 0.61 (2015), es decir, un incremento del 32% (0.2 mm). De igual forma, entre 2007 y 2016 también existen diferencias significativas, ya que el diámetro de los ovocitos varió de 0.42 mm (2007) hasta 0.6 mm (2016), es decir, un incremento del 31% (0.19 mm).

El diámetro de los ovocitos no aumentó de forma significativa con respecto al factor de condición ( $p = 0.0678$ , Tabla 5), con un coeficiente de determinación de 0.44 (Tabla 5). Se determinó que el diámetro de los ovocitos no se ve afectado por el factor de condición del pez. Este  $p = 0.0678$  podría ser interpretable ya que está muy cerca de la significancia.

Se observaron diferencias significativas en el diámetro de los ovocitos entre años (Tabla 5). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2007 ( $p < 0.001$ ), 2007-2015 ( $p < 0.001$ ) y 2007-2016 ( $p < 0.001$ ), pero no se observaron diferencias significativas entre los niveles 2000-2015, 2000-2016 y 2015-2016.

Considerando una hembra con un factor de condición promedio de 1.45, se observa que entre el 2000 y 2007 el diámetro de los ovocitos varió de forma considerable, siendo en el año 2000 un diámetro de 0.596 mm y en el 2007 de 0.41 mm, es decir, una diferencia del 30% (18 mm). Entre el 2007 y 2015 el diámetro de los ovocitos se incrementó de 0.41 mm en 2007 hasta 0.6 mm en 2015, es decir, una diferencia del 31% (19 mm). Entre el 2015 y el 2016 el diámetro de los ovocitos también varió de forma

significativa, siendo en el 2015 un diámetro de 0.6 mm y en el 2016 de 0.52 mm, es decir, un descenso del 13% (0.077 mm).



**Figura 17.-** Diámetro del ovocito de *S. fasciatus* en relación con las características maternas: Talla, peso eviscerado y factor de condición (K).

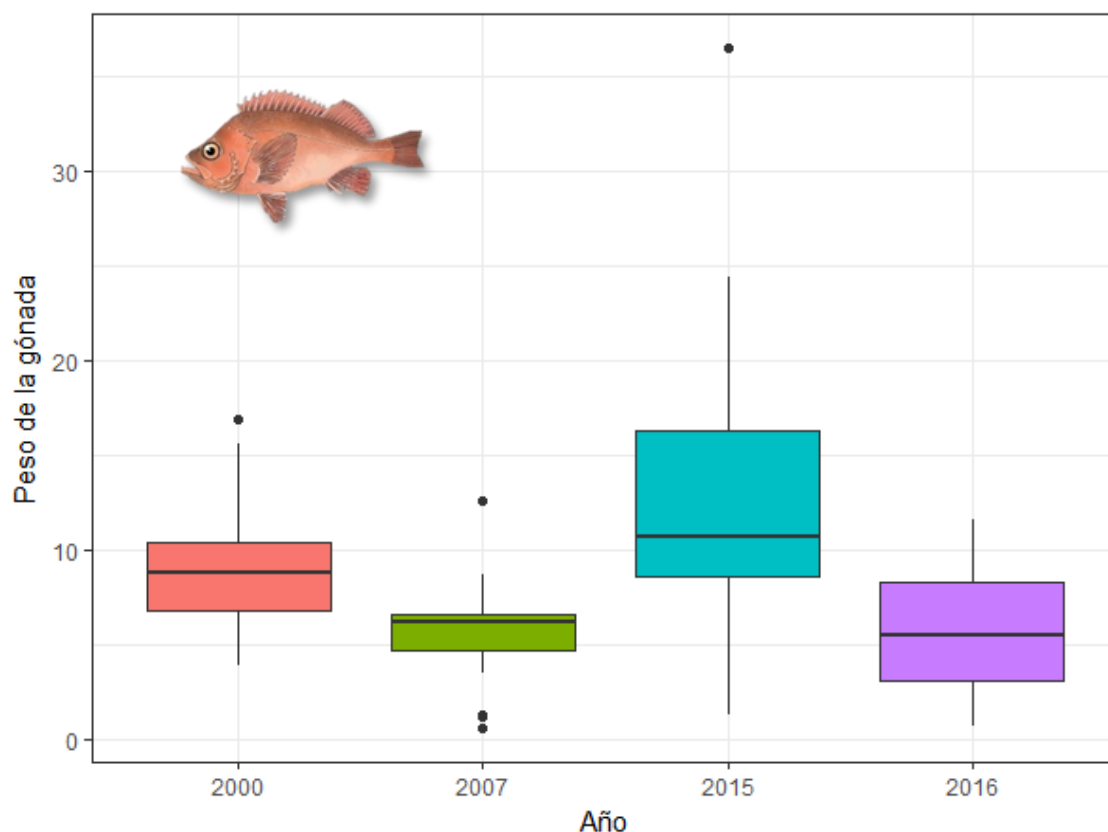


**Tabla 5.-** Efectos maternos de la talla, peso eviscerado y factor de condición (K) en el diámetro del ovocito Resultados modelo lineal generalizado de las variables transformadas al logaritmo, excepto para el peso eviscerado. Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación fecundidad relativa con la talla, peso eviscerado y factor de condición (K).

	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	-3.27445	0.5264	-6.22	1.63E-08				
<b>log(talla)</b>	0.80129	0.15262	5.25	1.04E-06		2000	2007	2015
year2007	-0.32685	0.04622	-7.072	3.48E-10	2007	<1e-04		
year2015	-0.06907	0.04945	-1.397	0.166	2015	0.499	<1e-04	
year2016	-0.03918	0.04407	-0.889	0.376	2016	0.809	<1e-04	0.938
Devianza explicada = 55%								
	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	5.02E-01	3.46E-02	14.502	< 2e-16				
<b>Peso_eviscerado</b>	2.32E-04	6.57E-05	3.527	0.00067		2000	2007	2015
year2007	-1.78E-01	2.67E-02	-6.684	2.04E-09	2007	< 1e-04		
year2015	-3.76E-02	2.98E-02	-1.261	0.21063	2015	0.584863	0.000116	
year2016	-1.41E-02	2.58E-02	-0.547	0.5856	2016	0.946712	< 1e-04	0.886035
Devianza explicada = 47%								
	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	-0.33839	0.10133	-3.339	0.00123				
<b>log(K)</b>	-0.48017	0.25968	-1.849	0.0678		2000	2007	2015
year2007	-0.36702	0.05139	-7.142	2.52E-10	2007	<1e-04		
year2015	0.01467	0.05222	0.281	7.80E-01	2015	0.992	<1e-04	
year2016	-0.09447	0.05483	-1.723	0.08842	2016	0.311	<1e-04	0.227
Devianza explicada = 44%								

### 3.1.4. Peso de la gónada

El peso de la gónada de *S. fasciatus* varió de 0.589 hasta 36.5 g en hembras con tallas comprendidas entre 22 a 44 cm y entre 148 y 1190 g. El peso de la gónada varió entre años, siendo 2015 el año en el cual las gónadas fueron más pesadas, seguido del 2000, 2007 y 2016 (Figura 18).



**Figura 18.-** Box plot del peso de la gónada para cada uno de los años.

Para cada uno de los años el promedio del peso gonadal fue, para el año 2000 de 9.06 g y una talla media de 31 cm. Para el 2007 el peso gonadal promedio fue de 5.73 g y una talla media de 30 cm. Para el 2015 el peso promedio de la gónada fue de 13.59 g con una talla media de 35 cm y para el 2016 el peso promedio fue de 5.69 g con una talla media de 31 cm.

La relación entre el peso de la gónada con la talla y el diámetro de los ovocitos se ajustaron significativamente a una función potencial más que a una lineal (basándose en la comparación de la distribución de los residuos). El peso gonadal aumentó significativamente con la talla y el diámetro de los ovocitos (Tabla 6). El peso gonadal aumentó de forma significativa con respecto a la talla ( $p < 0.001$ , Figura 19), con un coeficiente de determinación de 0.86 (Tabla 6). A mayor tamaño de la hembra el peso de la gónada aumenta de forma potencial.

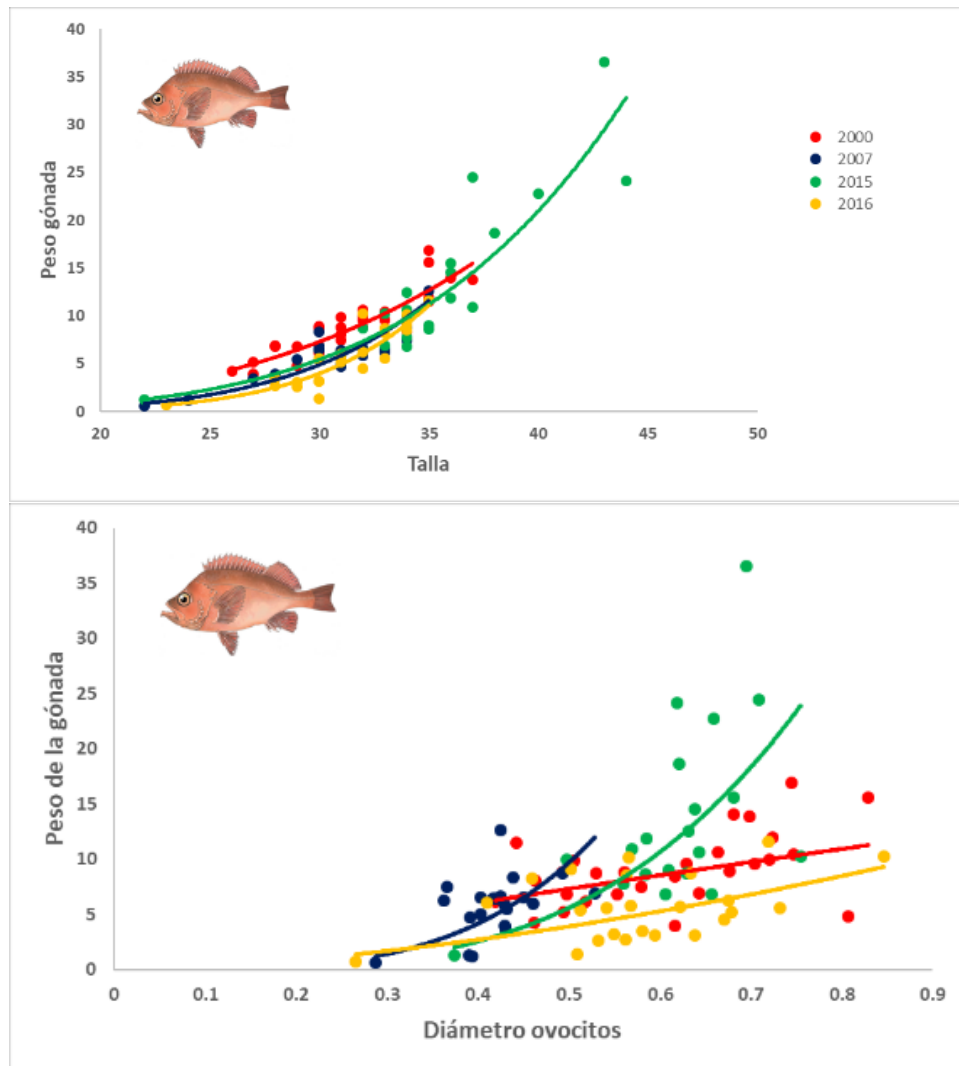
Se observaron diferencias significativas en el peso de la gónada entre años (Tabla 6). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2007 ( $p < 0.001$ ), 2000-2015 ( $p < 0.001$ ) y 2000-2016 ( $p < 0.001$ ), pero no se observaron diferencias significativas entre 2007-2015, 2007-2016 y 2015-2016 (Tabla 6).

Considerando una hembra modelo de 32 cm, observamos que entre el año 2000 y 2007 el peso de la gónada descendió significativamente, siendo en el 2000 un peso de 10.19 g mientras que en 2007 fue de 8.1 g, es decir, un decrecimiento del 20% (2.09 g). De igual forma, entre el 2000 y 2015 el peso gonadal también varió significativamente, ya que en el 2000 el peso gonadal fue de 10.19 g mientras que en el 2015 fue de 6.9 g, es decir, una diferencia del 32% (3.29 g). Entre el 2000 y 2016 el peso gonadal varió significativamente, ya que en el 2000 el peso gonadal fue de 10.19 g mientras que en 2015 fue de 6.05 g, es decir, una diferencia del 40% (4.14 g).

El peso de la gónada se incrementó significativamente con respecto al diámetro del ovocito ( $p < 0.001$ ), con un coeficiente de determinación de 0.48 (Tabla 6). A mayor tamaño del diámetro de los ovocitos el peso de la gónada se incrementó de forma potencial (Figura 19).

Se observaron diferencias significativas en peso de la gónada entre años (Tabla 6). Para el factor año existen diferencias significativas entre los niveles 2000-2016 ( $p < 0.001$ ), 2007-2016 ( $p < 0.001$ ) y 2015-2016 ( $p < 0.001$ ), pero no se observaron diferencias significativas entre 2000-2007, 2000-2015 y 2007-2015.

Considerando una hembra modelo con un promedio de diámetro ovocitario de 0.56 mm, observamos que el peso de la gónada varió considerablemente, siendo en el año 2000 un peso gonadal de 7.92 g, mientras que en el 2016 fue de 4.56 g, es decir, un descenso del 42% (3.357 g). Entre el 2007 y 2016 también se observaron diferencias significativas, siendo en el 2007 un peso gonadal de 13.89 g, mientras que en 2016 fue de 4.56 g, es decir, un descenso del 67% (9.33g). entre el 2015 y 2016 también se detectaron diferencias significativas, siendo en el 2015 un peso gonadal de 7.82 g, mientras que en 2016 fue de 4.56 g, es decir, un descenso del 41% (3.25 g).



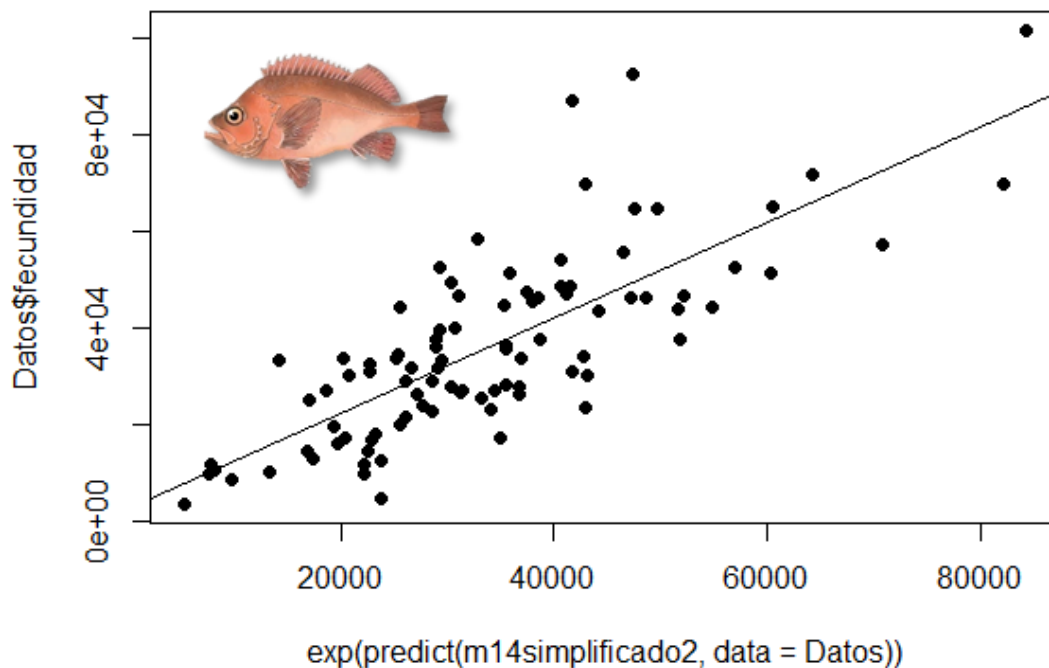
**Figura 19.-** Peso de la gónada de *S. fasciatus* en relación con la talla y el diámetro de los ovocitos.

**Tabla 6.-** Efectos de la talla y el promedio del diámetro de los ovocitos sobre el peso de la gónada (variables talla y diámetro de los ovocitos transformadas al logaritmo). Resultados test a posteriori (TukeyHSD) de la relación peso de la gónada con la talla y el promedio del diámetro.

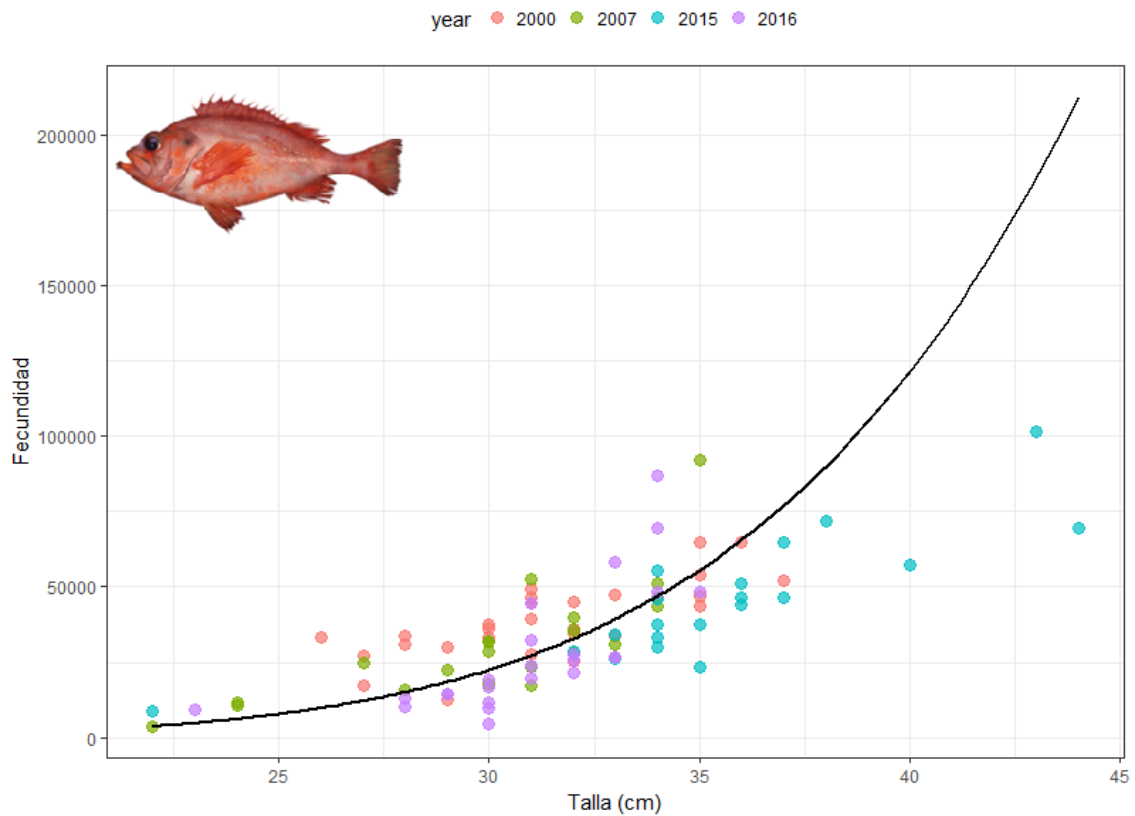
	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	-15.19413	0.8956	-16.965	< 2e-16		2000	2007	2015
<b>log(talla)</b>	5.03383	0.25966	19.387	< 2e-16				
year2007	-0.3405	0.07863	-4.33	3.93E-05	2007	< 0.001		
year2015	-0.28515	0.08412	-3.39	0.00105	2015	0.00391	0.93449	
year2016	-0.49645	0.07498	-6.621	2.72E-09	2016	< 0.001	0.21432	0.07615
Devianza explicada = 86%								
	Estimate	Std. Error	t - value	P	Post hoc Test TukeyHSD			
(Intercept)	3.1004	0.1847	16.784	< 2e-16		2000	2007	2015
<b>log (Promedio diámetro)</b>	1.8638	0.3042	6.127	2.46E-08				
year2007	0.1055	0.1859	0.568	0.57177	2007	0.94082		
year2015	0.2445	0.1516	1.612	0.1105	2015	0.36755	0.89726	
year2016	-0.4748	0.1448	-3.28	0.00149	2016	0.00558	0.0073	< 0.001
Devianza explicada = 48%								

### 3.1.5. Modelo múltiple o completo (Fecundidad)

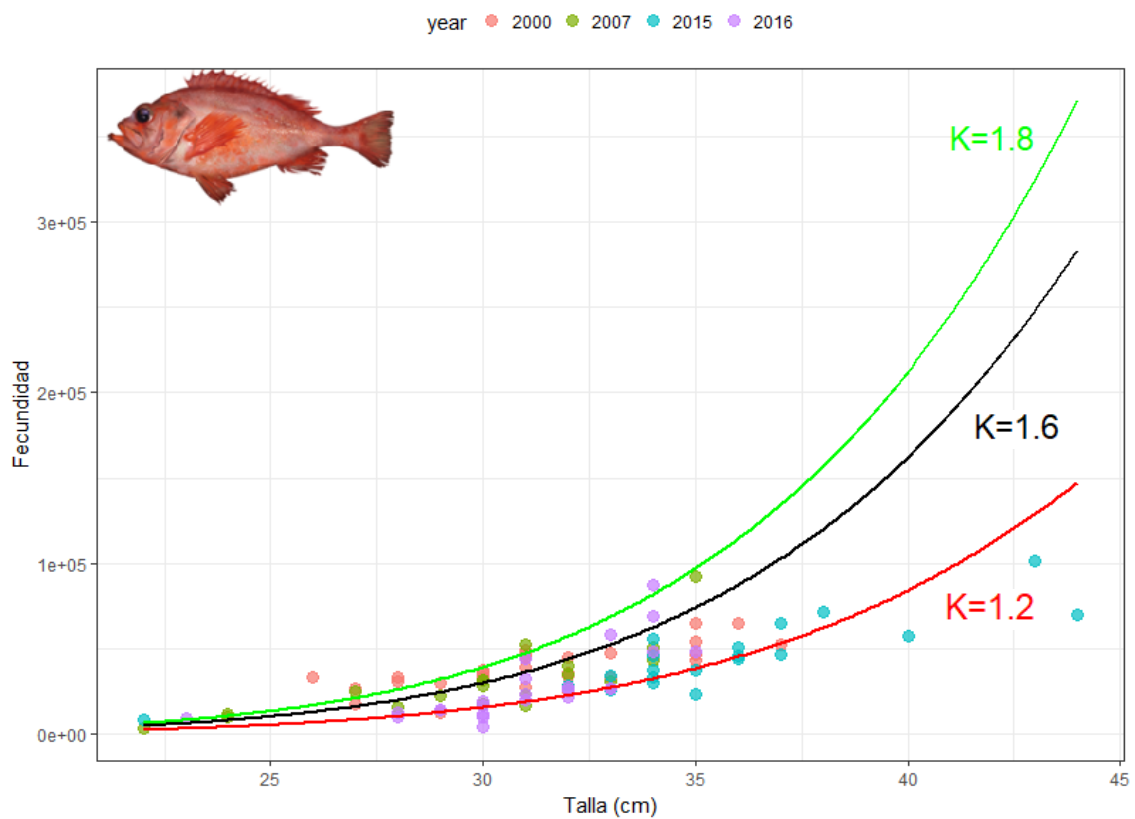
Se analizó la fecundidad en función de los tres atributos maternos conjuntamente. Al igual que con la aproximación univariante se usó una aproximación potencial con la talla y K y lineal con el peso eviscerado. El modelo completo mostró que la talla y el factor de condición afectaron significativamente a la fecundidad potencial, pero no el peso eviscerado explicando un 64% de la devianza (variabilidad) (Figura 20, Tabla 7). Se generó una representación de cómo sería nuestro modelo, teniendo una secuencia de valores para la talla que van desde la más pequeña hasta la más grande y por otro lado las medias tanto del factor de condición como del peso eviscerado (Figura 21). Por otro lado se generó una representación gráfica del modelo con un valor fijo de peso eviscerado, en este caso se utilizó la media (473 g) y 3 valores distintos de K (1.2, 1.6, 1.8). Se observa que a mayor valor de K la fecundidad potencial es mayor para cada rango de talla, es decir, conforme aumenta K el pez produce una fecundidad potencial mayor (Figura 22).



**Figura 20.-** Modelo Lineal Generalizado ( $\text{fecundidad} \sim \text{talla} + \text{peso eviscerado} + \text{factor de condición}$ ). Relación valores observados de fecundidad y valores predichos.



**Figura 21.-** Representación modelo lineal generalizado para un valor fijo del peso eviscerado y de  $K$ .



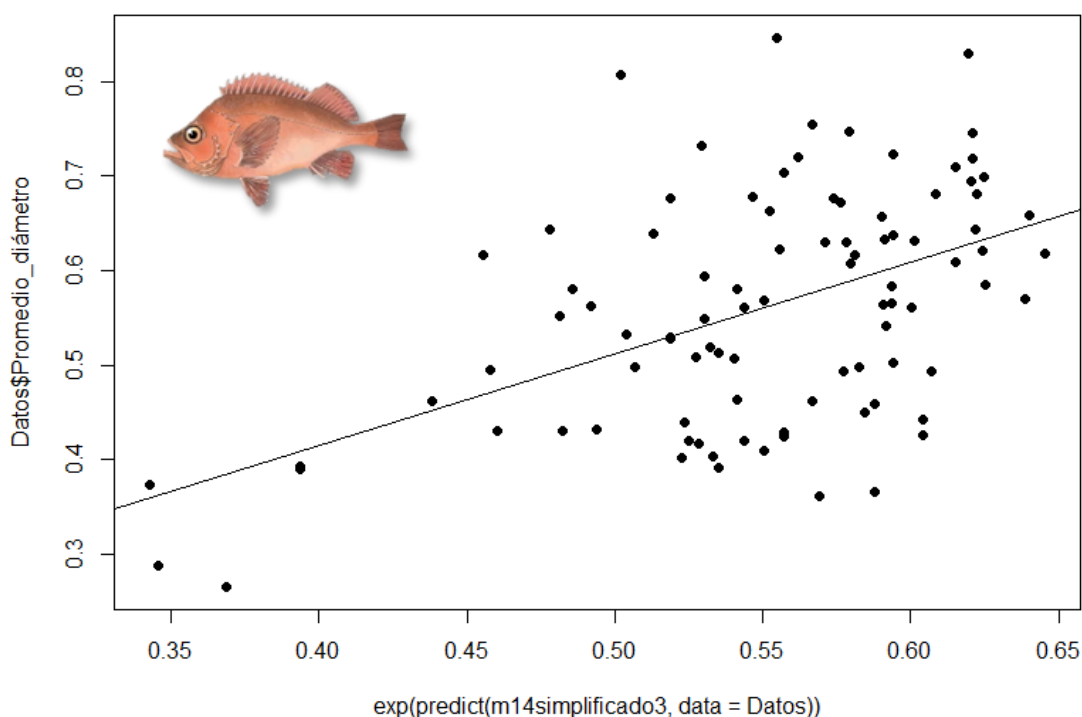
**Figura 22.-** Predicción del modelo para un valor fijo del peso eviscerado y 3 valores diferentes de  $K$ .

**Tabla 7.- Efectos maternos en la fecundidad: resultados del modelo lineal generalizado de las variables maternas transformadas al logaritmo (excepto el año y peso eviscerado) sobre la fecundidad para el modelo completo (fecundidad ~ log(longitud) + peso eviscerado +log (factor de condición [K])).**

	Estimate	Std. Error	t - value	P	Devianza explicada = 64%
(Intercept)	-10.093671	3.502586	-2.882	0.004956	
log(talla)	5.864012	1.066978	5.496	3.66E-07	
Peso_eviscerado	-0.001294	0.000733	-1.765	0.080981	AIC = 90.39
log(K)	2.279558	0.646654	3.525	0.000671	

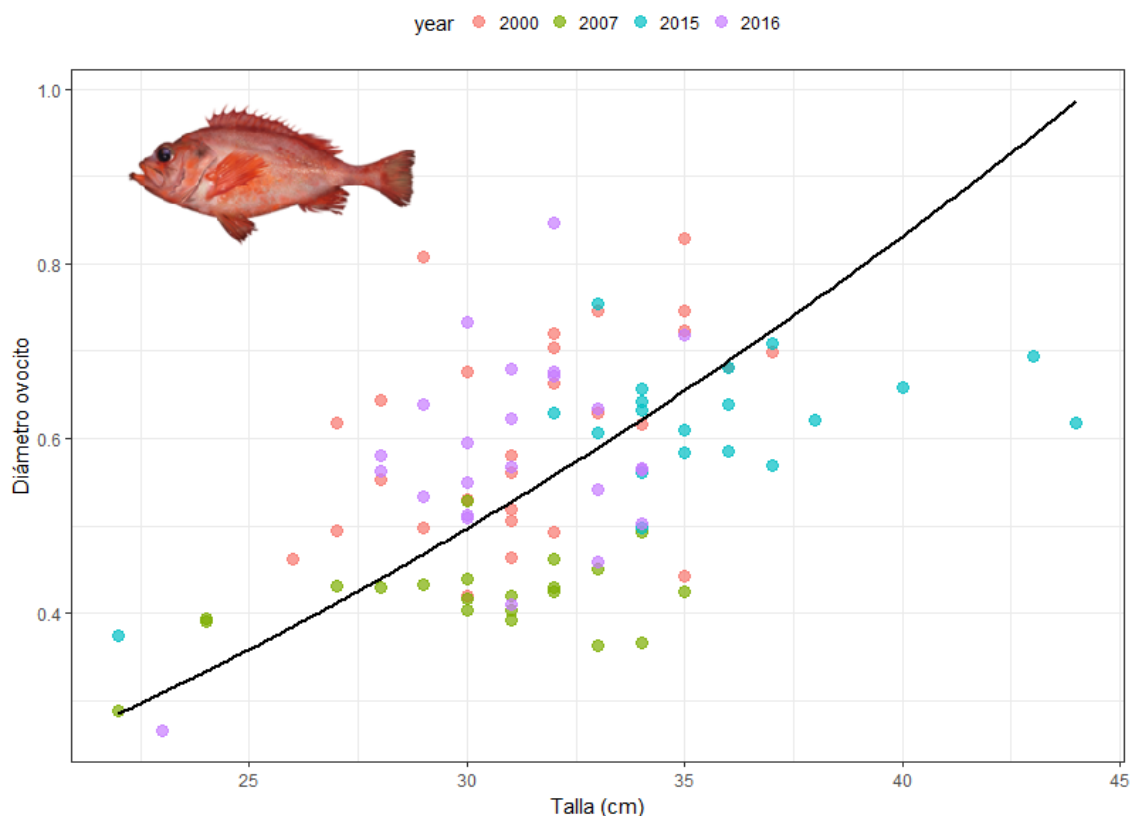
### 3.1.6. Modelo múltiple o completo (Promedio diámetro)

Se analizó el promedio del diámetro en función de la talla, peso eviscerado y K. Al igual que con la aproximación univariante se usó una aproximación potencial con la talla y K y lineal con el peso eviscerado. El modelo completo mostró que la talla afectó significativamente al promedio del diámetro, pero no el peso eviscerado ni la K, explicando un 30% de la devianza (variabilidad) (Figura 23,Tabla 8). Se generó una representación gráfica del modelo con un valor fijo de peso eviscerado y de K, en este caso se utilizó la media del peso eviscerado (473 g) y la media de K (1.45). Se observa que al aumentar la talla del pez el diámetro del ovocito se incrementa (Figura 24)



**Figura 23.- Modelo Lineal Generalizado (Diámetro ovocito ~ talla + peso eviscerado + factor de condición. Relación valores observados del diámetro del ovocito y valores predichos.**





**Figura 24.-** Representación modelo lineal generalizado para un valor fijo del peso eviscerado y de K.

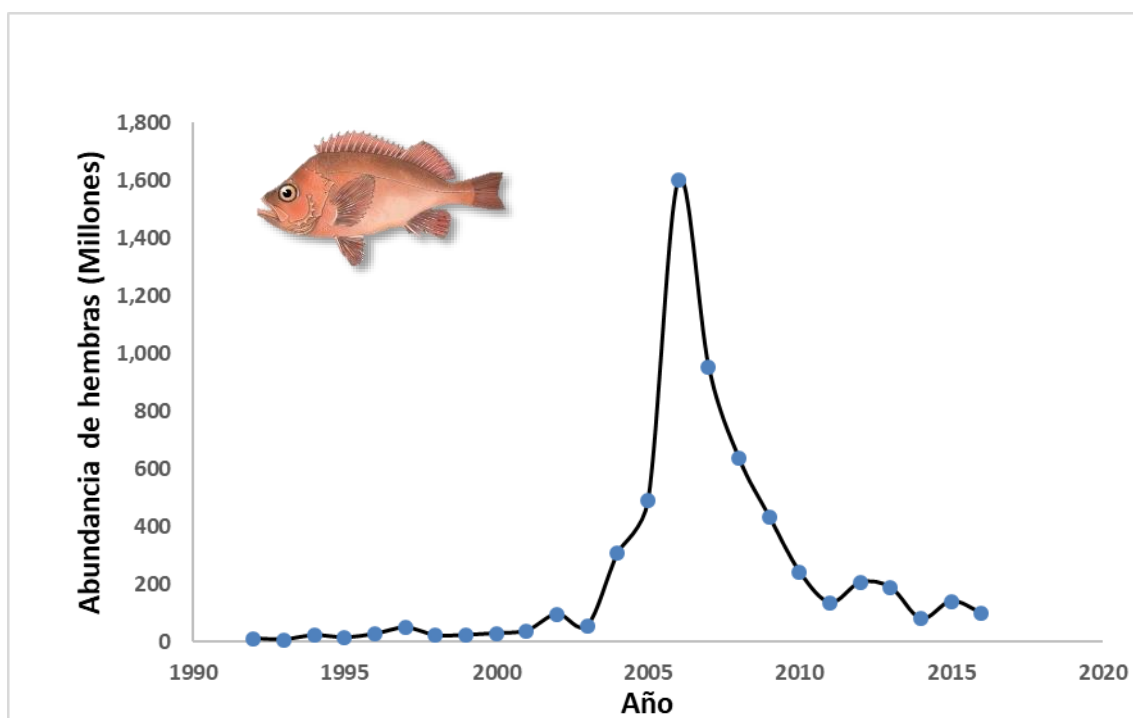
**Tabla 8.-** Efectos maternos en el diámetro del ovocito: resultados del modelo lineal generalizado de las variables maternas transformadas al logaritmo, excepto el peso eviscerado sobre el diámetro del ovocito para el modelo completo (diámetro ovocito ~  $\log(\text{longitud}) + \text{peso eviscerado} + \log(\text{factor de condición [K]})$ ).

	Estimate	Std. Error	t - value	P	Devianza explicada = 30%
(Intercept)	-6.5330849	1.8189094	-3.592	0.000538	
log(talla)	1.7901881	0.5540867	3.231	0.00173	AIC = -31.48
Peso_eviscerado	-0.000595	0.0003806	-1.563	0.121561	
log(K)	0.0762986	0.3358104	0.227	0.820784	

## 3.2.PRODUCCIÓN DE HUEVOS Y RECLUTAMIENTO

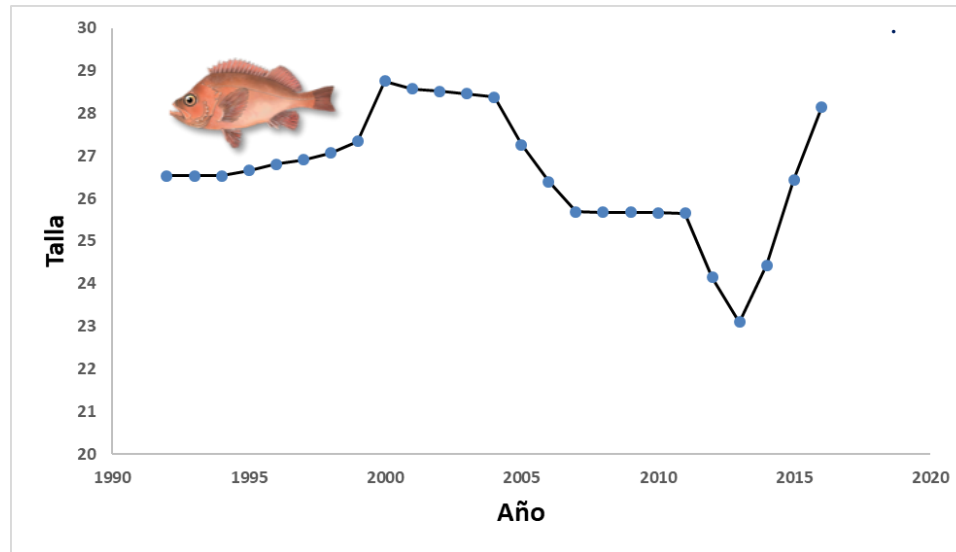
### 3.2.1. Tendencia temporal en abundancia y biomasa de *S. fasciatus*

La abundancia de hembras estimada para el total del banco de *S. fasciatus* se muestra en la Figura 25. La abundancia media para esta especie a lo largo de la serie histórica fue de 236 millones de individuos, con un mínimo de 6,946 millones (1993) y un máximo de 1.600 millones (2006). La abundancia se mantuvo en niveles bajos entre 1992 y 2003 (Figura 25) pero con una tendencia creciente pasando de 10 a 100 millones en este periodo; a partir del 2003 se produce un fuerte incremento de la abundancia hasta alcanzar el valor más alto de la serie histórica con más de 1.600 millones de individuos en el año 2006. Se produce entonces una paulatina caída en la abundancia de *S. fasciatus*, para alcanzar a partir de 2011 una cierta estabilidad alrededor de los 150 millones de individuos (Figura 25).



**Figura 25.-** Abundancia de las hembras de *S. fasciatus* en la serie histórica.

Se estimó la ojiva de madurez de hembras de *S. fasciatus* desde 1992 hasta 2016. La talla de 50% de madurez,  $L_{50}$ , aumentó un 7% de 26.5 cm en 1992 a 28.7 cm en 2000 alcanzándose el máximo histórico y manteniéndose en estos niveles hasta 2004 ( ). Desde entonces este parámetro reproductivo descendió paulatinamente hasta el mínimo histórico de 23.1 cm en 2013. Esto supuso un descenso de 20% en 10 años. Desde entonces y en apenas 4 años se incrementó en 5 cm, un 18% ( ). La fuerte bajada de la madurez desde 2005 parece coincidir con el descenso brusco en la abundancia total de hembras (Figura 25).



**Figura 26.- L50 de *S. fasciatus* en la serie histórica.**

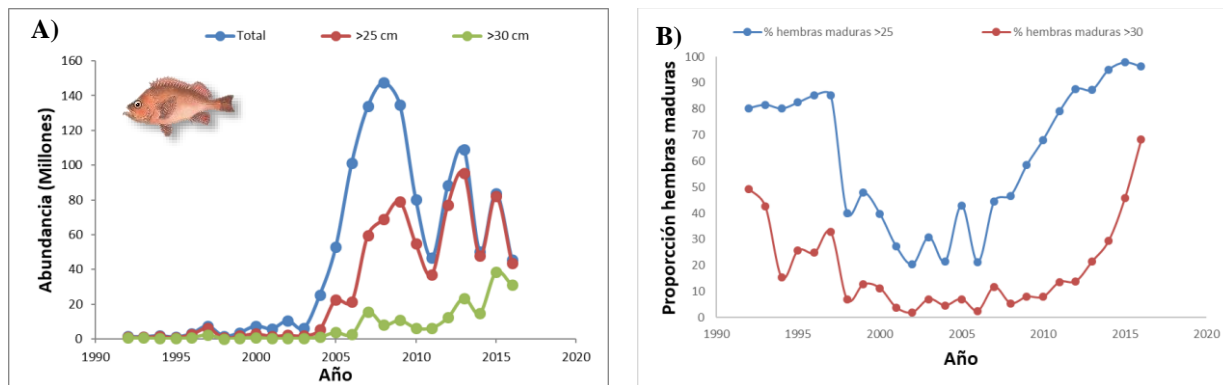
**Tabla 9.- Parámetros de la serie histórica de *S. fasciatus*.**

Año	a	b	L50
1992	-19.91	0.75	26.52
1993	-19.91	0.75	26.52
1994	-19.91	0.75	26.52
1995	-19.00	0.71	26.65
1996	-18.10	0.68	26.80
1997	-14.98	0.56	26.90
1998	-11.86	0.44	27.06
1999	-8.74	0.32	27.33
2000	-4.91	0.17	28.74
2001	-6.11	0.21	28.57
2002	-6.72	0.24	28.51
2003	-7.32	0.26	28.40
2004	-8.53	0.30	28.37
2005	-9.34	0.34	27.26
2006	-10.15	0.38	26.38
2007	-10.96	0.43	25.68
2008	-11.21	0.44	25.67
2009	-11.33	0.44	25.67
2010	-11.46	0.45	25.66
2011	-11.71	0.46	25.65
2012	-24.42	1.01	24.14
2013	-16.89	0.73	23.10
2014	-23.96	0.98	24.43
2015	-17.84	0.68	26.43
2016	-11.41	0.41	28.14

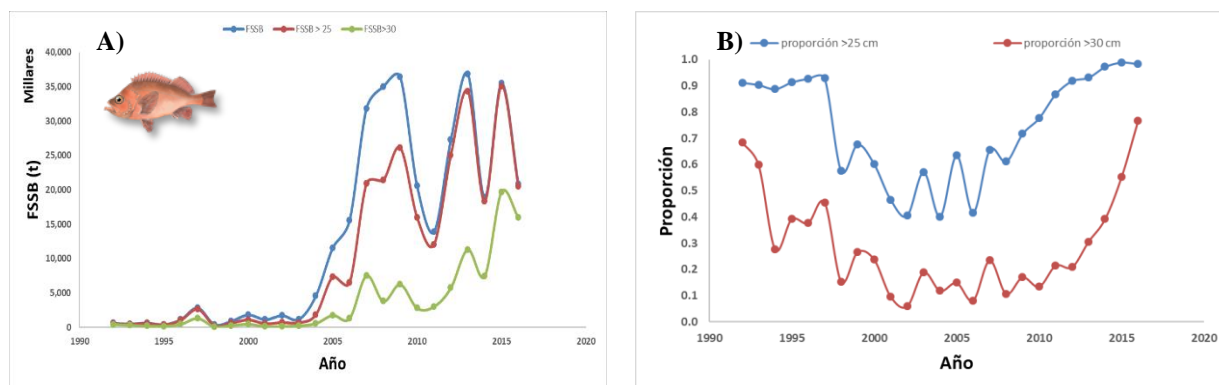
La abundancia de hembras maduras de *S. fasciatus* a lo largo de la serie histórica se incrementó desde 13000000 individuos en 1992 hasta 45000000 individuos correspondientes al 2016, con un promedio de 46000000 individuos de hembras maduras. Durante la serie histórica la abundancia de hembras sigue un determinado patrón. Desde 1992 hasta 2004 hay un periodo de estabilidad, cuyo promedio de abundancia de hembras es de 5900000 individuos. A partir de 2004 hasta 2016 se producen 3 picos. Desde 2004 hasta 2008 se produce un fuerte incremento de la abundancia. Desde 2009 hasta 2012 se produce una caída de las abundancias, aunque sin llegar a las cifras del principio de la serie histórica. Desde 2012 hasta 2013 se produce un aumento de nuevo de las abundancias sin llegar al pico más alto (2008). Desde 2013 hasta 2014, de nuevo se produce otra caída, más suave que las anteriores, de 2014 hasta 2015 se incrementó y desde 2015 hasta 2016 las abundancias de hembras maduras cayeron. El promedio de hembras maduras desde 2005 hasta 2016 es de 90000000 individuos.

Este patrón fue similar para las hembras maduras mayores de 25 cm, pero en el periodo de mayor abundancia de hembras maduras (2005-2010), la proporción de hembras maduras mayores de 25 cm fue considerablemente menor (47%, Figura 27B), indicando que el grueso de las hembras maduras era de pequeño tamaño y jóvenes. Este efecto es marcadamente más acusado al considerar la abundancia de hembras maduras mayores de 30 cm las cuales representaron en toda la serie histórica en promedio un 18% del total de hembras maduras. Se distinguen 2 etapas en el porcentaje de hembras maduras mayores de 30 cm a lo largo de la serie histórica. Por un lado, la que va desde 1992 hasta 2004, con un porcentaje del 17%. A partir de 2005 las hembras maduras mayores de 30 cm comienzan a incrementar hasta el 2016 y cuyo porcentaje sobre el total de hembras maduras fue del 20% (Figura 27B).

La biomasa reproductora de hembras de *S. fasciatus* (FSSB) varió a lo largo de la serie temporal con un patrón similar a la abundancia, incrementándose desde 600 t en 1992 hasta el máximo de 36.000 t en 2009, aunque en este periodo hubo un incremento paulatino, es a partir de 2004 cuando la FSSB se dispara. A partir de 2009 se observan constantes fluctuaciones con mínimos en 2011 y 2014 que supusieron cambios de hasta 62% en pocos años (Figura 28). El promedio de biomasa para la FSSB total fue de 12.870 t. Al igual que con la abundancia, la proporción de la biomasa de hembras maduras mayores de 25 y 30 cm varió considerablemente a lo largo de la serie histórica, con un descenso continuo entre 1992 y 2000, mínimos entre 2001 y 2010 y una tendencia ascendente desde entonces. La biomasa de hembras mayores de 30 cm apenas supuso un 13% del total de promedio entre 2001 y 2010, mientras que en 2016 su contribución a la biomasa total fue de más de 75% (Figura 28B).



**Figura 27.-** A) Abundancia de hembras maduras totales, mayores de 25 cm y mayores de 30 cm; B) proporción de hembras mayores de 25 cm y mayores de 30 cm.



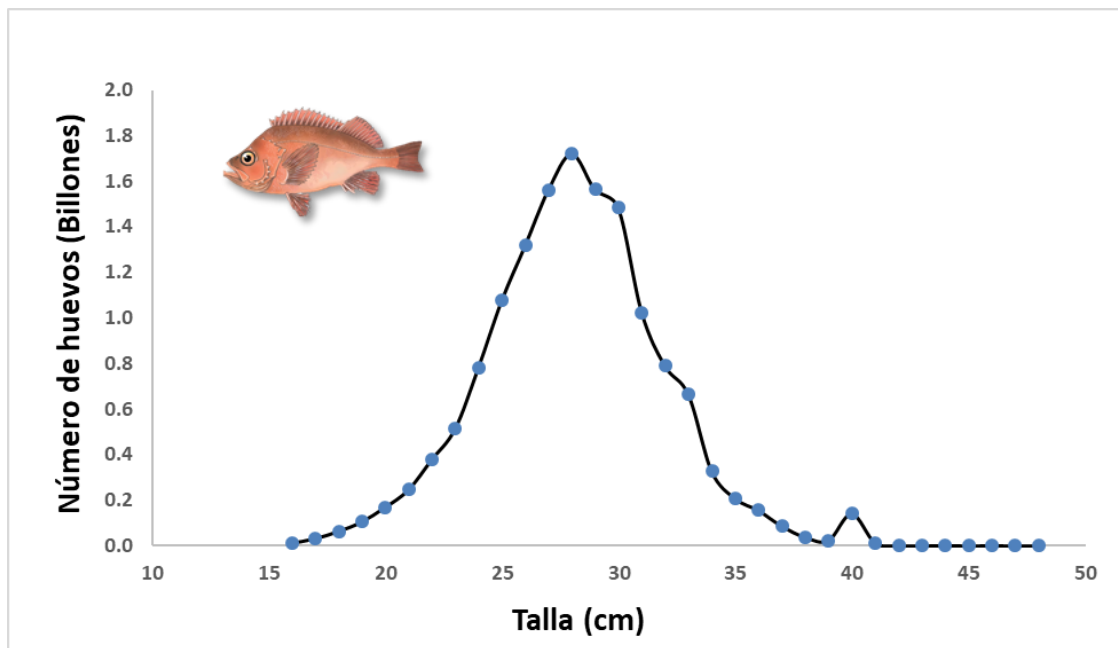
**Figura 28.-** A) Biomasa reproductiva de hembras; B) proporción de biomasa de hembras maduras mayores de 25 cm y mayores de 30 cm.

### 3.2.2. Producción de huevos

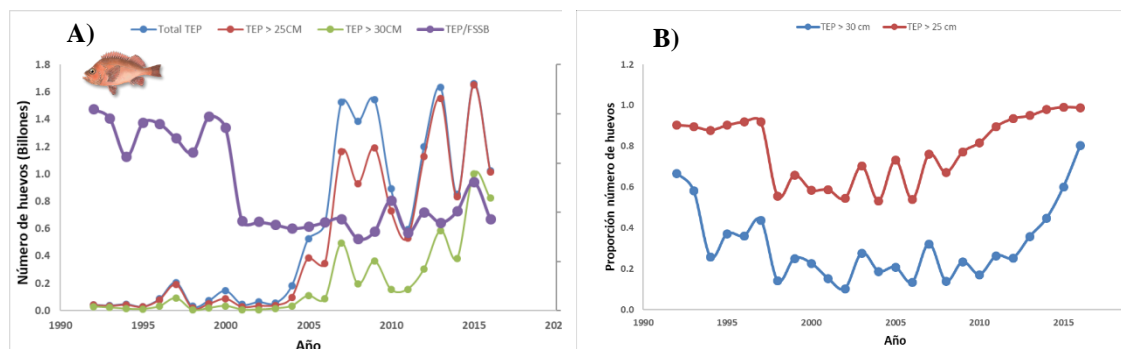
La producción total de huevos (TEP en sus siglas inglesas) se calculó como el producto de la abundancia de hembras maduras y la fecundidad potencial para cada clase de talla y por año, desde 1992 hasta 2016. Se observó que clases de talla que más producción total de huevos generaron se correspondieron con hembras entre 25 y 31 cm ambos incluidos, siendo la talla de 28 cm la que más huevos produjo, 1,7 billones huevos de promedio para toda la serie (Figura 29).

La dinámica temporal de TEP siguió la misma tendencia que la abundancia y biomasa de hembras maduras (Figura 31). Se observó que se incrementó desde  $4,3 \cdot 10^{10}$  huevos en 1992 hasta 1023153568401 de huevos en 2016. El patrón de crecimiento del TEP es similar tanto para las hembras mayores de 25 cm como para las hembras mayores de 30 cm, es decir, en todos, el TEP ha ido aumentando a lo largo de los años (Figura 30). Sin embargo, la contribución relativa de cada grupo de hembras a la producción total varió considerablemente, ya que desde 1992 hasta 2004 la producción de huevos se mantiene constante, hasta que a partir de 2005 se produce un incremento fuerte, aunque aun así siguen existiendo las diferencias en cuanto a producción entre las hembras mayores de 25 cm y las hembras mayores de 30 cm. Desde 1992 hasta 2016 la proporción entre hembras maduras mayores de 25 cm y mayores de 30 cm ha sido muy diferente,

siendo un 30% de hembras maduras mayores de 30 cm sobre el total de hembras maduras, mientras que el 70% restante pertenecía a hembras maduras mayores de 25 cm.

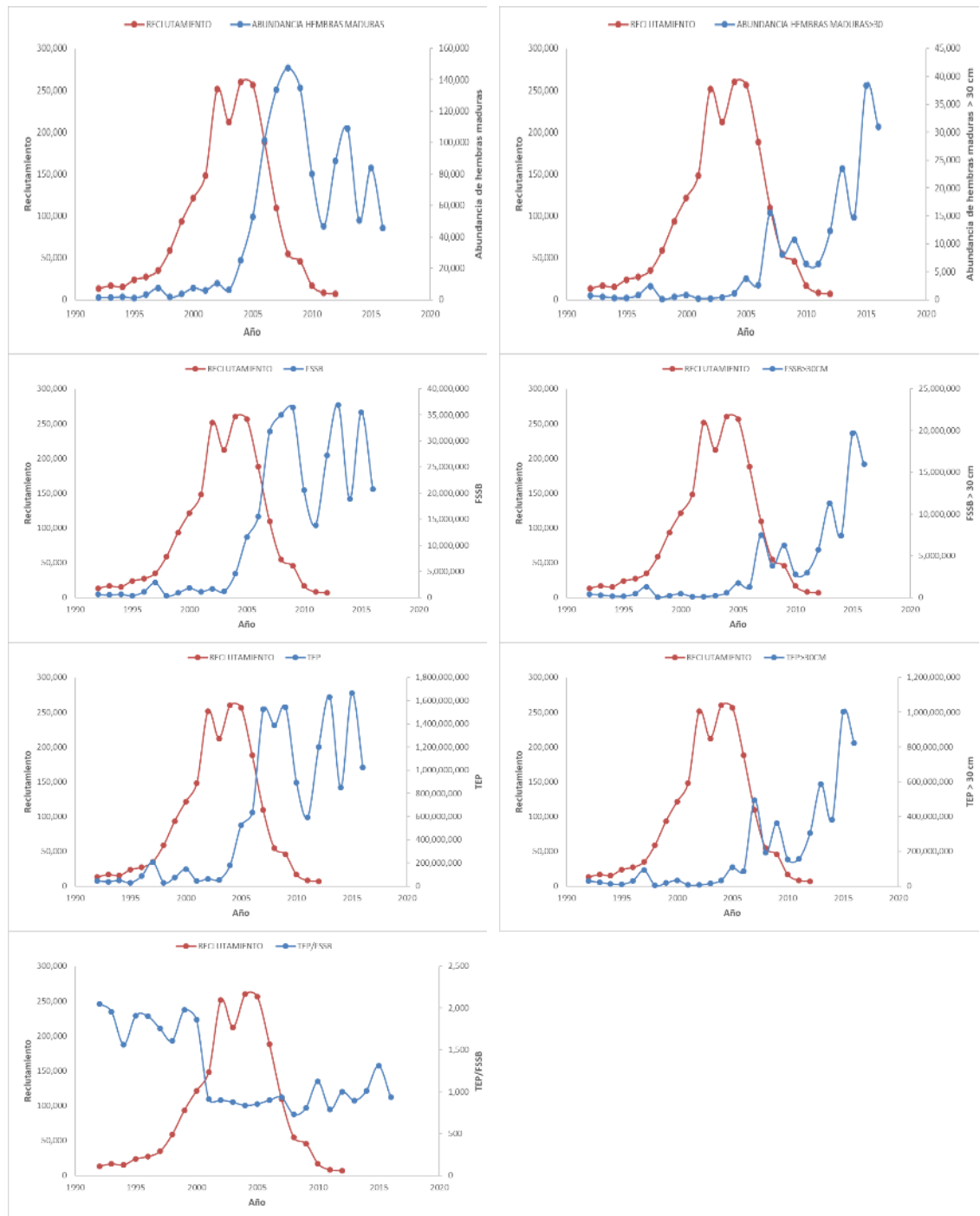


**Figura 29.- Producción total de huevos por clase de talla.**



**Figura 30.- A) Producción total de huevos anual y por rango de tallas; B) proporción de producción anual de huevos para hembras mayores de 25 cm y mayores de 30 cm.**

Se estimó la relación entre la producción total de huevos y la biomasa reproductora de hembras (TEP/FSSB) para la serie histórica. Se observó una disminución de la producción total de huevos (TEP) por cada gramo de hembra (FSSB), es decir, entre 1992 y 2016 hubo un descenso de la producción total de huevos por cada gramo de hembra en un 54%. En 1999 hasta 2001 se produjo un descenso de TEP/FSSB del 54%, y hasta el 2016 se mantuvo constante el nivel de producción total de huevos por cada gramo de hembra. De forma general se observó que las biomásas de hembras reproductoras aumentaron desde 1992 hasta 2016 pero a su vez la producción total de huevos por cada gramo de hembra disminuyó (Figura 31).



**Figura 31.- Variación interanual. Relación entre el reclutamiento.**

### 3.2.3. Reclutamiento

El reclutamiento fue estimado a partir del XSA elaborado en 2016 para beaked redfish, es decir el conjunto de *S. mentella* y *S. fasciatus*, pues no es posible estimarlo sólo para esta última especie. En la relación entre el reclutamiento y las diferentes variables se observan diferentes tendencias, aunque todas las variables de abundancias, biomasa y producción de huevos siguen un mismo patrón, ya que todas se incrementan a lo largo de la serie histórica. El reclutamiento se incrementa desde 1992 hasta 2005. A partir de 2005 la tendencia es decreciente hasta el 2012. Los mayores índices de reclutamiento se producen en épocas cuando la biomasa, abundancia y producción de huevos es menor (Figura 31).

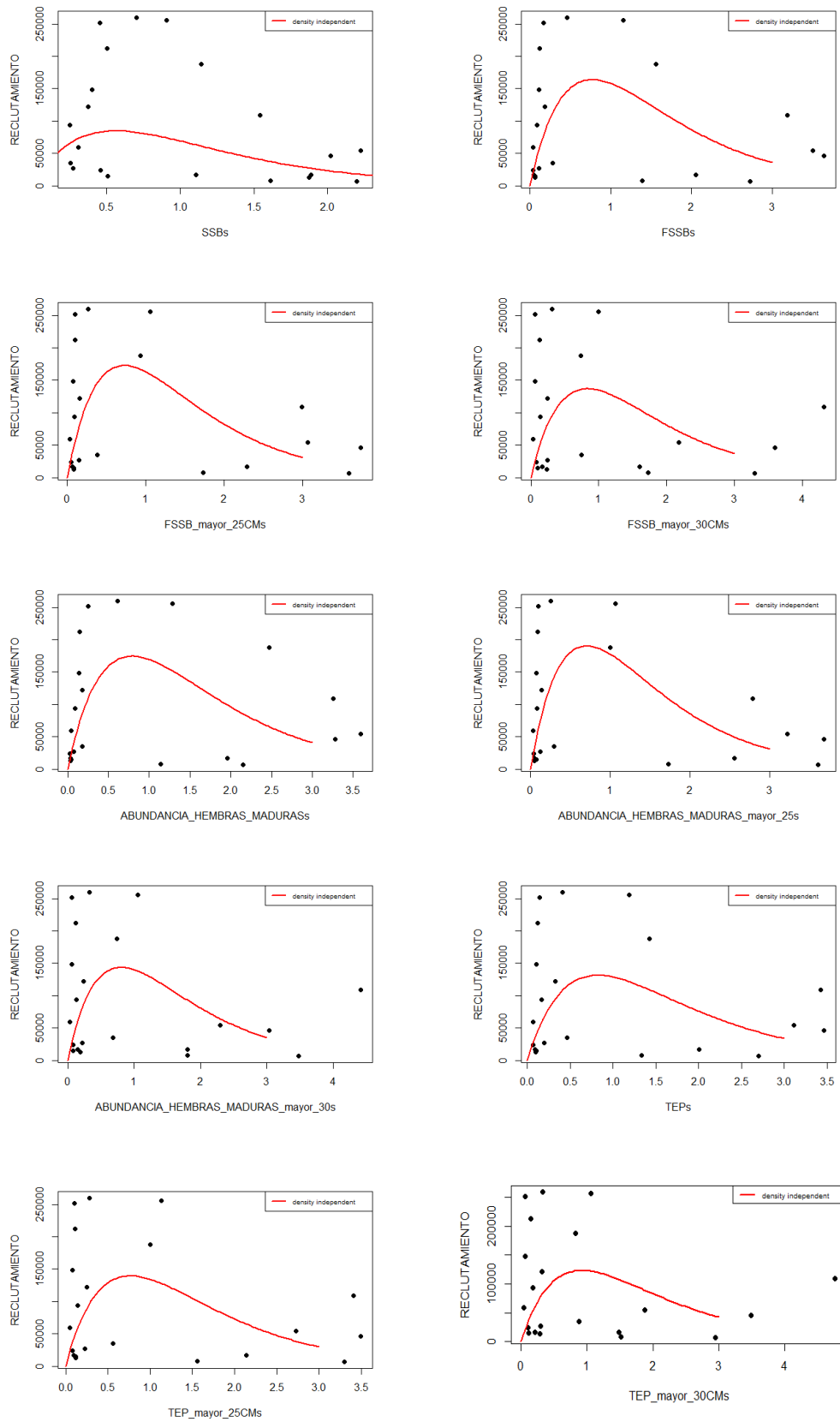
La relación entre el reclutamiento y cada uno de los índices de potencial reproductivo se ajustaron a respectivos modelos de Ricker, incluyendo el modelo en uso en la evaluación científica actual con la SSB total de Beaked redfish (XSA) (Figura 32). El error absoluto medio (MAE) de la relación base SSB-R fue de 65578.3 (Tabla 10). Esta relación se mejoró usando cuatro índices de potencial reproductivo diferentes: la abundancia de las hembras maduras de más de 30 cm, abundancia de hembras totales, hembras maduras mayores de 25 cm y la FSSB (Tabla 10). Sin embargo, ninguno de los índices usando TEP logró mejorar la predicción del reclutamiento.

**Tabla 10.- Mean Absolute Error (MAE) de la predicción de los modelos.**

	MAE Value		MAE Value
MAE-SSB	65578.37439	MAE-TEP > 30 cm	70897.30267
MAE-FSSB	64769.8093	MAE-ABU - H - Maduras	62877.05919
MAE-FSSB > 25 cm	65745.07426	MAE-ABU-H-Maduras > 25 cm	62877.05919
MAE-FSSB > 30 cm	76972.94219	MAE-ABU-H-Maduras > 30 cm	61227.64022
MAE-TEP	69397.10589	MAE-TEP/FSSB	79971.79579
MAE-TEP > 25 cm	73120.143		



**Figura 32.-** Mayores de 25 cm, FSSB hembras mayores de 30 cm, TEP, TEP hembras mayores de 25 cm, TEP hembras mayores de 30 cm, Abundancia de hembras maduras, Abundancia de hembras maduras mayores de 25 cm, Abundancia de hembras mayores de 30 cm. Modelo de Ricker.



## 4. DISCUSIÓN

Las hembras más grandes y de mayor edad producen más descendencia y de mayor calidad, lo que incide en un mayor éxito reproductivo. Este uno de los argumentos fundamentales para implementar una gestión pesquera que preserve las hembras grandes en los stocks, que permita aumentar la productividad y la resiliencia de la población (Berkeley et al., 2004b; Birkeland y Dayton., 2005). Los resultados presentados aquí confirman que en *Sebastes fasciatus* existen claros efectos maternos en este sentido, que tienen implicaciones en el reclutamiento, y por tanto en la dinámica de la población y que deberían implementarse en los modelos de evaluación y gestión pesquera.

### 4.1.Efectos maternos

El objetivo principal de una especie es sobrevivir y perpetuarse en el tiempo, por lo que, si la selección natural maximiza las oportunidades de supervivencia de la descendencia de una especie, los efectos parentales deben jugar un papel fundamental en este aspecto. Por ello las dinámicas de desove y el potencial reproductivo del stock se miden como el número viable de descendientes que una especie puede producir a lo largo de su historia vital. Este éxito reproductivo depende de la capacidad del pez en compensar los mecanismos de energía, utilizando los recursos energéticos para la reproducción (esfuerzo reproductivo) en un constante trade-off entre el crecimiento y la reproducción (Williams, 1966).

Mientras el pez es sexualmente inmaduro, la energía asimilada se asigna totalmente a la supervivencia y al crecimiento, pero una vez ha comenzado la maduración, parte de la energía se invierte en la producción de gametos y la reproducción. La cantidad de energía asignada al crecimiento y a la reproducción dependerá de diferentes factores (genéticos, fisiológicos), mientras que otros son factores ambientales (temperatura y alimentación). La inversión reproductiva es cualquier gasto parental que es beneficioso para la descendencia (Trivers, 1972). Debido a que la reproducción es un proceso costoso, las hembras están limitadas en dedicar tiempo y recursos en producir descendencia, ya que tales gastos pueden ser perjudiciales en el futuro para su crecimiento, supervivencia y producción reproductiva. En la mayoría de los teleosteos hembras, debido a que los costos energéticos de la reproducción se asignan principalmente a la producción de huevos, la dinámica de cómo esta energía es asignada es una estrategia que determina la historia vital de la especie. La división clásica de este tipo de estrategias es: i) *capital breeders* y ii) *income breeders*. En los *capital breeders* se almacenan energía a través de la ingesta de alimento antes de la época de cría, por lo que almacenan la energía para después poder invertirla en la reproducción, como es el caso de nuestra especie de estudio *S. fasciatus*. En los *income breeders* no hay necesidad de almacenamiento de energía, por lo que la energía adquirida se invierte en la reproducción en el momento.

Hay estudios que demuestran que existe una toma de decisión en la asignación de energía para el número de descendientes o el tamaño de los descendientes (Elgar 1990; Roff, 1992), es decir la fecundidad y el tamaño del huevo en teleósteos. Existe una gran variación en la fecundidad entre especies que a menudo refleja diferentes estrategias reproductivas. Existe una clara relación entre la fecundidad y el tamaño del huevo, que se refleja también en el tamaño de las larvas, que son desproporcionalmente mayores en especies con una baja fecundidad y gran tamaño de huevo (Chambers y Leggett, 1996). Dentro de una misma especie la fecundidad puede variar como resultados de diferentes

adaptaciones a los diferentes hábitats y dentro de una misma población se sabe que experimentan cambios anuales a largo plazo (Murua et al., 2003), demostrándose que es proporcional al tamaño de los peces a la condición.

Está largamente demostrado que las características parentales, pero especialmente maternas, influyen en la cantidad y calidad de los huevos desovados, así como en su éxito temprano en la vida y presumiblemente en el reclutamiento (Mehault et al., 2010). Los rasgos reproductivos que muestran tendencias demográficas dentro de las especies incluyen la fecundidad, la época reproductiva, la zona de desove, y la calidad del huevo (Lowerre-Barbieri et al., 2011a). Entre los diversos atributos que pueden considerarse como efectos parentales (Green, 2008), se considera que el tamaño de los peces, y su rasgo asociado, la edad, son los principales factores que afecta a la inversión reproductiva de los progenitores, especialmente la fecundidad (Wootton y Smith, 2014) y, por consiguiente, el reclutamiento futuro.

Numerosos estudios han demostrado la relación entre el tamaño de la hembra y su potencial reproductivo, es decir, hembras más grandes producen más descendencia que las hembras más pequeñas de una manera desproporcionada (Saborido-Rey et al., 2011). Los resultados de nuestro estudio muestran que el exponente de la relación entre la fecundidad y la talla de *S. fasciatus* fue significativamente mayor que 3, lo que demuestra que la producción total de huevos aumenta notablemente con la proporción de peces de mayor talla en la población desovante, más que con la biomasa de la población desovante, es decir, el potencial reproductivo aumenta con el tamaño de las hembras. Esta relación concuerda con los resultados obtenidos para otras especies de *Sebastes*, tanto del Atlántico (Corlett, 1964; Raitt y Hall, 1967; St. Pierre y de Lafontaine 1995; Saborido-Rey et al., 2015) como del Pacífico (Gunderson, 1977; Haldorson y Love 1991).

La fecundidad de *S. fasciatus* en Flemish Cap se ha estudiado por primera vez en este estudio, siendo además la primera especie de *Sebastes* en esta zona en ser estudiada en este sentido. Varió de forma absoluta entre 3.511 y 101.340 ovocitos por hembra, Nuestro modelo predice que el promedio de la fecundidad para las tallas mayores (35-45 cm) es de 74.500 huevos, frente a 24.500 de hembras de entre 25 y 35 cm, tres veces menos. Las especies de *Sebastes* del Pacífico muestran una gran variación en cuando a la fecundidad y estrategias reproductivas, como se puede ver en diferentes estudios (Gunderson et al., 1980; Boehlert et al., 1982; Love y Johnson, 1998). Al comparar individuos de la misma talla se observa que casi todas las especies del Pacífico tienen valores de fecundidad más altos que los obtenidos en este estudio. Uno de los motivos puede ser la temperatura del agua, ya que las especies más estudiadas en el Pacífico son de agua cálida. Por otro lado, nuestros resultados de fecundidad son similares a los de otras especies de *Sebastes* en el Atlántico, ya que según la fecundidad de *S. mentella* aumentó significativamente con la talla del pez. La fecundidad potencial de *S. marinus* varió de 34500 a 212000 ovocitos para hembras entre 33 y 52 cm (450 a 1800 g). la fecundidad potencial promedio se estimó en 123300 ovocitos. Por otro lado, la fecundidad de *S. mentella* varió de 9000 a 114500 ovocitos en hembras de 32 a 48 cm (300 a 1500 g), siendo una fecundidad potencial promedio de 50013 ovocitos (Saborido-Rey, 2015).

Nuestros resultados también muestran que el peso eviscerado determina de manera significativa la fecundidad de *S. fasciatus*, ya que a un mayor peso eviscerado la fecundidad potencial se incrementa. El peso eviscerado de las hembras oscila entre 200 y 1000 g, siendo por cada peso una de fecundidad potencial de 6734 y 72460 ovocitos

respectivamente. Además, también se observa que al aumentar el peso eviscerado la fecundidad relativa también se incrementa siendo de 54 g<sup>-1</sup> para la hembra de 200 g y de 74.5 g<sup>-1</sup> para la hembra de 1000 g.

Las hembras con que se encuentren en malas condiciones pueden mostrar niveles altos de atresia, por lo que el número de huevos que producen se reduce de manera significativa o incluso podrían llegar a saltarse la puesta. Las hembras que tienen un factor de condición más alto generan una fecundidad más alta, y además ha sido demostrado en este trabajo (Figura 22).

#### 4.2.Energética

El factor principal que determina el tamaño y el rendimiento de la puesta son los factores medioambientales que afectan al stock parental (Marshall y Keough, 2008b) incluyendo factores como la competencia intraespecífica e interespecífica, estrés abiótico, depredación o disponibilidad de alimentos (Marshall y Keough, 2008a). Estos factores determinarán la capacidad energética parental, factor último que determinará el tamaño de la puesta, y como veremos más adelante, también la calidad. Los peces se caracterizan por tener una elevada plasticidad fenotípica, especialmente en los rasgos asociados al crecimiento y a la reproducción, permitiéndoles adaptarse al medio ante las diferentes circunstancias. La dinámica trófica y la temperatura son los factores que más inducen una plasticidad adaptativa, incluyendo el tamaño de la puesta (Kaplan, 1992; Marshall, 2008).

Las especies de tipo *capital breeders*, como es el caso de *Sebastes* tienen una buena estrategia para compensar fuertes fluctuaciones en la disponibilidad de energía o si la cantidad de alimento en el medio es insuficiente durante la época de puesta, mediante la acumulación de reservas energéticas. Esta estrategia es típica de especies que habitan latitudes altas, áreas de aguas frías donde hay una necesidad de producir descendencia cuando el alimento de las larvas (fitoplancton y zooplancton) están disponibles en el medio durante un periodo corto de tiempo, es decir, las etapas de puesta deben de ser cortas y muy marcadas, como es el caso de *S. fasciatus*, y no siempre hay disponibilidad de alimento durante la época de formación del ovocito (vitelogénesis). El coste de la producción de huevos se realiza a expensas de las energías acumuladas y por tanto la cantidad de ovocitos reclutados en cada estación reproductiva es predecible, determinado (Saborido-Rey, 2016). En estas especies es habitual la presencia de una regulación decreciente de la fecundidad (Murua *et al.* 2003, Armstrong y Witthames, 2012), es decir conforme avanza la temporada reproductiva, la fecundidad potencial disminuye debido a las pérdidas por atresia (Saborido-Rey *et al.*, 2015), de tal forma que no todos los ovocitos generados por el pez para la fecundidad potencial se convierten en huevos (fecundidad realizada). Esta estrategia de regulación decreciente parece tener un sentido energético, ya que para *S. fasciatus* es menos costoso reclutar una gran cantidad de folículos pequeños en estados tempranos de desarrollo que los folículos que están en una fase de vitelogénesis avanzada (Kjesbu *et al.*, 1991), por lo que la fecundidad potencial calculada en el presente estudio sería representativa de la fecundidad realizada, ya que a partir de un estado de vitelogénesis avanzado son raras las pérdidas por atresia (Witthames *et al.*, 2009).

La atresia folicular es un proceso degenerativo que afecta principalmente a ovocitos vitelogénicos y totalmente maduros (aunque se han observado en ovocitos previtelogénicos). Las condiciones de atresia se relacionan con una mala condición de los peces asociado a una falta de nutrientes (Bagenal, 1969; Wootton, 1973, Kjesbu *et al.*

1991, Kraus 2002). En especies con una fecundidad determinada, la atresia raramente es generalizada y, cuando sucede, se presenta esporádicamente a lo largo de la temporada reproductiva, es decir, si el pez ha invertido gran parte de sus reservas energéticas en la generación de los huevos sabe, que si sigue invirtiendo energías para la puesta es muy probable que no sobreviva, ya que las reservas acumuladas no son suficientes, por lo que entra en un estado de atresia generalizado y espera al siguiente periodo de puesta, ya que el proceso de vitelogénesis es largo y por lo tanto no hay tiempo de generar más huevos. La atresia masiva en la gallineta nórdica es común en un estado previtelogénico e infrecuente en vitelogénesis (Saborido-Rey, com. pers.).

En los resultados de este estudio es complicado observar el proceso de regulación decreciente, ya que todas las muestras se recogieron durante la misma época del año (julio), coincidente con la época de ovulación-embriogénesis de esta especie (Saborido-Rey, 1994). Sin embargo, el diámetro del ovocito promedio fue de 0.6 mm, excepto en 2007 que fue menor. Este tamaño de ovocito es inferior al observado para otras especies de *Sebastes* del Atlántico (1-1.2 mm, Saborido-Rey *et al.*, 2015), lo que podría hacer pensar que la vitelogénesis no habría finalizado en nuestro estudio y, por tanto, debido a la regulación decreciente, la fecundidad aún disminuiría. Sin embargo, las lecturas histológicas de las muestras mostraron que los huevos estaban en un estado de vitelogénesis avanzado; es más, durante el proceso de muestreo se recogieron individuos en embriogénesis, ya dada la sincronía poblacional en la actividad reproductiva de esta especie, los individuos analizados sin duda estaban en las fases finales de vitelogénesis. Por último, la regulación decreciente de la fecundidad en *S. mentella* del mar de Irminger es mínima en ovocitos a partir de los 0.6 mm (Saborido-Rey *et al.*, 2015). Podemos concluir que nuestros valores de fecundidad potencial son representativos de la fecundidad realizada.

#### 4.3. Calidad

Pero esta conclusión nos lleva inevitablemente a admitir que el tamaño de ovocito observado para *S. fasciatus* es considerablemente menor que para otras especies de *Sebastes* del Atlántico y del Pacífico (Bowers, 1992). No obstante, en otras especies del Pacífico, como es el caso de *Sebastolobus macrochir*, el diámetro de los ovocitos varió entre 0.25 y 0.5 mm (Koya *et al.*, 1995), por lo que coincide en cierta medida con los resultados obtenidos en este estudio. De entre todas las especies de *Sebastes* del Atlántico, *S. fasciatus* es la única que tiene la puesta en verano, por lo menos en Flemish Cap, es decir las larvas nacen en una situación muy diferente e hipotéticamente con una mayor cantidad de alimento como de hecho parece indicar que las larvas de esta especie tengan un crecimiento mayor. Esto requeriría de una menor inversión energética en la vitelogénesis y explicaría que esta especie tuviese huevos más pequeños.

El diámetro del ovocito está influenciado por atributos maternos en *S. fasciatus*. Se incrementó fundamentalmente con la talla, como ya ha sido observado en otras especies tanto sobre el diámetro, como en la condición de los huevos y características larvales (Hislop, 1988; Buckley *et al.*, 1991; Marteinsdottir y Steinarsson 1998; Trippel, 1998; Vallin y Nissling, 2000; Saborido-Rey *et al.*, 2003; Kjesbu *et al.*, 1991; Marteinsdottir y Steinarsson, 1998; Vallin y Nissling, 2000, Marteinsdottir y Begg, 2002). No obstante, la talla explicó muy poca de la variabilidad observada en el diámetro, lo cual es coincidente con el mismo análisis realizado en *S. mentella* en el Mar de Irminger (Saborido-Rey *et al.*, 2015) donde se observó que el diámetro ovocitario en general no

fue influenciado por las características maternas analizadas. Al ser una especie vivípara esta carencia de relación puede ser una estrategia lógica, ya que el pez no invierte energía en tener huevos de mayor tamaño (las larvas se desarrollan dentro del ovario) si no que la invierte en producir un mayor número de huevos. Esto explicaría por qué la fecundidad no se ve afectada por la condición en los estados tempranos de desarrollo ovocitario, pero si cuando los ovocitos tienen un tamaño mayor y la fecundidad es corregida por pérdidas atrésicas (Saborido-Rey *et al.*, 2015). *S. fasciatus* es una especie que se caracteriza por ser vivípara lecitotrófica, por lo que el papel de las hembras durante la embriogénesis no es el aporte de alimento (ya realizado durante la vitelogénesis), sino que se limita a la protección del embrión, que en cualquier caso reduce notablemente la mortalidad del mismo en comparación con especies ovíparas. Además, también se ha observado que las tasas de crecimiento larvario y de supervivencia fueron más altas en hembras de *Sebastes melanops* de mayor edad y por tanto de mayor talla que de las hembras más jóvenes (Berkeley *et al.*, 2004). Esto se puede deber a que las hembras más grandes y de mayor edad pueden tener temporadas de desove más tempranas y ampliamente distribuidas (Sogard *et al.*, 2008).

Según otro estudio del género *Sebastes* del pacífico, las hembras más grandes y de mayor tamaño produjeron una descendencia mayor y de mejor calidad tanto en términos absolutos como relativos, afianzando aún más los resultados de este estudio. En la fecundidad relativa se observa también un efecto maternal significativo ya que el almacenamiento de energía por parte de las hembras durante el periodo pre-reproductivo desempeña un papel crucial (Stafford *et al.*, 2014).

#### **4.4.TEP y efectos sobre el reclutamiento**

Los efectos parentales tienen una función importante en el desarrollo de las primeras etapas de la vida por lo que están considerados de vital importancia en la viabilidad del reclutamiento (Trippel *et al.*, 1997). Este se define como el número de individuos que alcanzan una determinada edad, a partir de la cual se supera la mortalidad masiva de las primeras fases. Desde hace décadas (Beverton y Holt, 1957) se ha teorizado y modelado el reclutamiento en función de la producción de huevos, la cual se asoció, por facilidad con el tamaño de la población, definiendo la relación stock – reclutamiento. Esta relación es clave para conocer y predecir con cierto nivel de seguridad la futura dinámica de la población y así poder proporcionar asesoramiento sobre la pesca y poder definir puntos de referencia biológicos (Needle, 2002). La relación entre el stock y el reclutamiento es esencial a la hora de comprender la dinámica y la productividad de la población por lo que se ha generado un gran volumen de investigación dirigida a comprender esta relación y predecir el reclutamiento (Hilborn y Walters, 1992; Needle, 2002; Morgan *et al.*, 2011). Sin embargo, a pesar de que un fuerte reclutamiento se observa a menudo con una alta abundancia de reproductores, las relaciones stock-reclutamiento son normalmente pobres (Myers y Barrowman, 1996; Gilbert 1997), impidiendo así la capacidad de poder predecir el reclutamiento. El problema es que, para muchas poblaciones, la predicción del reclutamiento constituye una parte importante para el asesoramiento sobre los niveles futuros de la pesca.

Esta mala predicción del reclutamiento puede deberse a una mala estimación del potencial reproductivo (Morgan, 2008; Marshall, 2009) que viene determinado por una combinación de factores como la maduración, proporción de sexos, condición y fecundidad (Trippel, 1999). Estos aspectos se han tratado a menudo como inmutables,

pero es evidente que pueden variar mucho, y lo que es más importante, que estas características biológicas pueden mostrar tendencias a lo largo del tiempo (Jorgensen, 1990; Jakobsen y Ajiad, 1999; Rideout y Morgan, 2007). Es de destacar el que reclutamiento que surge del potencial reproductivo está influenciado por las fluctuaciones medioambientales (Shepherd et al., 1984; Cushing 1996) principal causa de mortalidad en fase huevo y en estado larvario; sin embargo, muchas de las causas de la mortalidad de las larvas están directamente relacionadas con el tamaño y condición de las mismas, es decir se ha demostrado que larvas en mejor condición, más grandes y que se desarrollan más rápido alcanzan mayores supervivencias. A su vez estas características larvarias están influenciadas por las características maternas (efectos maternos). Por lo que, tanto las mortalidades en fase huevo y en fase larvaria deberían de incluirse en los modelos de reclutamiento. Por ello incorporar el potencial reproductivo al concepto de stock-reclutamiento es esencial, por partida doble: la cuestión en el reclutamiento no es cuantos huevos y larvas mueren, sino cuales son las que sobreviven y estas tienen mucha relación con el potencial reproductivo del stock materno (Saborido-Rey y Trippel, 2013).

Los cambios producidos en la fecundidad no se introducen o rara vez son introducidos en los modelos de potencial reproductivo (Morgan, 2008; Marshall, 2009). En este estudio se ha demostrado que la fecundidad varía notablemente, fuertemente influenciada por atributos maternos, y por tanto la producción de huevos es dependiente de la demografía de la población. Además, la fecundidad varía a lo largo del tiempo, de ahí que en el futuro sea recomendable que la fecundidad se calcule de anualmente. Otros estudios confirman que las poblaciones pueden exhibir una gran variación en la fecundidad, y lo más importante, tendencias a lo largo del tiempo (Jørgensen, 1990; Jakobsen y Ajiad 1999; Rideout y Morgan, 2007). No obstante, modelos de stock-reclutamiento más complejos pueden provocar una percepción distorsionada de la productividad de la población, por acumulación de errores, y por lo tanto también puede afectar a los niveles sostenibles de pesca (Scott *et al.*, 2006; Marshall *et al.*, 2003; Morgan *et al.*, 2009). Solo unos cuantos estudios han examinado si los modelos más complejos de potencial reproductivo son capaces de predecir con mayor exactitud el reclutamiento, obteniéndose resultados equívocos (Marteinsdottir y Thorarinsson, 1998; Kraus et al., 2002; Marshall *et al.*, 2006; Morgan et al., 2011). En este estudio hemos valorado la mejora predictiva de los modelos cada vez más complejos en función del error. Varios de los modelos propuestos mejoraron la estimación del reclutamiento, pero el más complejo que incorpora la fecundidad (TEP) no fue el más adecuado.

Es muy importante intentar generar índices de potencial reproductivo que se ajusten lo máximo posible a la realidad para saber gestionar y mantener los stocks. Se han encontrado estudios donde las relaciones stock reclutamiento fueron mejoradas y otras donde no lo fueron (Marteinsdottir y Thorarinsson, 1998; Murawski *et al.*, 2001; Marshall *et al.*, 2006; Morgan *et al.*, 2011). Para el estudio de Morgan *et al.* 2011 se demostró que con modelos de stock-reclutamiento con índices de potencial reproductivo más complejos las predicciones del reclutamiento mejoraron. Las poblaciones con tendencias más altas a la madurez, sex ratio y producción de huevos fueron aquellas en las que, con índices de potencial reproductivo más complejo se obtuvo una mejor predicción del reclutamiento. Un problema que puede provocar la introducción de más factores biológicos es que tienen asociado un error, es decir, si el potencial reproductivo lleva asociado un error y le introduces un factor biológico que lleva asociado un error, esto conlleva a que el error total se incremente, por lo que, reducir errores en la medición y estimación de factores biológicos puede mejorar la estimación del potencial reproductivo de la población

(Morgan et al., 2011). El índice del potencial reproductivo que proporciona la mejor predicción de reclutamiento dependerá del tipo de población y de la variación temporal en las características reproductivas. Para futuros estudios se deberá generar índices más complejos de potencial reproductivo para poder predecir mejor el reclutamiento. En este estudio, tan sólo se dispuso de cuatro años de datos de fecundidad, que luego se aplicó a toda la serie histórica, causa más que probable del menor ajuste S-R usando TEP. Además, el modelo utilizado para el TEP se podría mejorar con variables que determinen la calidad de los huevos, como por ejemplo el diámetro de los ovocitos y el peso seco. Estas variables nos podrían ayudar a refinar el cálculo del TEP, mejorar el índice de potencial reproductivo y poder predecir mejor el reclutamiento. Actualmente, en los modelos de stock – reclutamiento se utiliza mayoritariamente la SSB generadas a partir de VPA en lugar del potencial reproductivo; pero SSB no tiene en cuenta la estructura demográfica del stock reproductivo, por lo que no refleja la variabilidad del TEP (Mehault et al., 2010). Según Marshall et al. (1998) el TEP es un índice que mejora el potencial reproductivo en comparación con la SSB. Existen Fuertes tendencias en la biología reproductiva de una población, por lo que la incorporación de estas tendencias a las estimaciones del potencial reproductivo parece proporcionar una mejor predicción del reclutamiento (Marteinsdottir y Thorarinsson, 1998; Kraus et al., 2002; Marshall et al., 2006; Morgan et al., 2014). Por lo tanto, hay evidencias en el que, el rendimiento reproductivo puede afectar al reclutamiento (Murawski, 2001; Berkeley et al., 2004).

Un factor limitante en nuestro estudio es que la SSB y la FSSB, e índices asociados, no están compuestas por los mismos componentes de la población; la SSB fue estimada a partir del XSA (eXtended Survivor Analysis) realizado en NAFO, y por tanto incluye todos los reproductores, tanto machos como hembras de dos especies de *Sebastes*, beaked redfish (*Sebastes mentella* y *S. fasciatus*), mientras que la FSSB está calculada con las abundancias de las hembras y de las ojivas de *S. fasciatus* únicamente a partir de las estimaciones de la campaña, que por tanto son índices muestrales, pero no ajustados a la dinámica de la población. Esto es así porque las capturas comerciales no se separan entre especies y la evaluación con XSA ha de hacerse conjuntamente para las dos especies (Ávila de Melo et al., 2017).

#### **4.5. Impacto de la pesca**

La principal fuente de mortalidad es ejercida por las pesquerías, ya que ejercen un elevado impacto en la dinámica de la población, rompiendo y truncando el esquema demográfico, es decir, debido a su naturaleza selectiva por tamaños, la pesca elimina los individuos más grandes y más viejos, reduciéndose la talla de madurez, por lo tanto, empiezan a disminuir los efectos maternos y su efecto positivo en la supervivencia de la prole y del éxito reproductivo de la población. Aunque la caída en la talla de madurez parece que pueda compensar la pérdida previa de individuos adultos, ello implica un stock reproductor rejuvenecido, con un potencial reproductivo muy inferior, con menor fecundidad, producción de huevos y calidad de los mismos. Además, se ha demostrado que individuos más jóvenes tienen épocas de puesta más cortas e incluso la puesta tiene lugar en zonas subóptimas. La pesca también puede generar cambios evolutivos a nivel de crecimiento y de maduración, ya que los stocks sometidos a fuerte presión pesquera mantenida en el tiempo sufren una selección hacia individuos de maduración temprana y crecimiento más lento, por lo que son menos fecundos y generarán una descendencia menor (Walsh et al., 2006). Estos cambios también afectan de manera severa al potencial reproductivo de una población, pero además estos efectos persisten en el tiempo una vez



que la pesca se reduce o incluso elimina debido a que en esos cambios producidos hay una base genética. Estos cambios en la norma de reacción producen poblaciones menos resilientes y más vulnerables al propio efecto de la pesca y a cambios ambientales o climáticos. Esta es una de las causas subyacentes en el famoso colapso del bacalao de Terranova, incluido el de Flemish Cap. Este efectivo negativo, se puede volver positivo para otras especies, debido a las relaciones tróficas. Este parece ser el caso del bacalao y *S. fasciatus* de Flemish Cap. La reducción de especies depredadoras como es el caso del bacalao hace que mejore el reclutamiento de otras especies como es el caso de *S. fasciatus*, ya que la gallineta nórdica es una presa de importancia para el bacalao. Esto ayuda a entender el incremento de la abundancia de *S. fasciatus* a partir de 2001-2003 cuando la población del bacalao seguía sin recuperarse de la sobrepesca.

#### **4.6. Implicaciones en la gestión**

La explotación pesquera se limita a extraer individuos del medio, sin control de la producción (como en acuicultura) por lo que depende exclusivamente de la productividad de la población, que está limitada por el potencial reproductivo de las especies. Es imprescindible conocer la biología de los mecanismos reproductivos con el objetivo de modelar la población y así proyectar el comportamiento de las poblaciones explotadas. La mayoría de los modelos actuales que se utilizan para la evaluación y gestión de los stocks utilizan la biomasa de los reproductores (SSB) como indicadores del estado y la resistencia de la población (Hilborn y Walters, 1992) en lugar de la fecundidad o la producción total de huevos. Esto lleva a la hipótesis de que una misma biomasa de reproductores en una población produce un número fijo de huevos y reclutas. Sin embargo, como se ha discutido anteriormente, los efectos maternos demuestran que la composición demográfica de la biomasa reproductora tiene un impacto importante en el reclutamiento del stock, siendo la base del potencial reproductivo.

A pesar de su importancia, el concepto de potencial reproductivo raramente es incorporado en la gestión pesquera. Hay algunas excepciones. Los cierres a la pesca de algunas áreas de desove durante el tiempo de la puesta se utilizan a veces como medidas de gestión. Esta medida puede prevenir que se trastoque el momento de la puesta y el agotamiento de dicha puesta (Dean *et al.*, 2012; Armstrong *et al.*, 2013; Zemeckis *et al.*, 2014). Sin embargo, los cierres a la pesca son efectivos se existe una comprensión de como el comportamiento de la puesta afecta a los patrones espacio temporales de la abundancia de peces y su resistencia a las fluctuaciones ambientales y la presión pesquera (Lowerre-Barbieri *et al.*, 2014). Uno de los enfoques más comunes y que es utilizado por muchas pesquerías es el desembarque basado en un tamaño mínimo de maduración con el objetivo de asegurarse que al menos el pez ha engendrado una vez, pero esta medida no protege a los grandes y más fecundos, que al fin y al cabo son los que realmente sostienen a la población. En algunas pesquerías se han implementado límites en intervalo, es decir, límites de tamaño mínimo y máximo para proteger la estructura de edad (Gwinn *et al.*, 2013), pero no siempre es eficaz debido a la selectividad de los artes de pesca. Otra de las medidas son las reservas marinas donde se prohíbe la pesca (Murawski *et al.*, 2000) ya que se ha demostrado que son capaces de generar efecto reserva. La evaluación de los stocks considera indirectamente el potencial reproductivo a través de cambios en el crecimiento y la maduración, aunque rara vez se consideran los componentes del potencial reproductivo en las evaluaciones. Actualmente se están empezando a implementar en los modelos predictivos el que las hembras de mayor tamaño producen

descendencia con una tasa de supervivencia mayor (Lucero, 2008; Venturelli et al., 2009).

Un concepto unido al potencial reproductivo es la resiliencia reproductiva, que es la capacidad que tienen las poblaciones de mantener el éxito reproductivo para tener estabilidad a largo plazo a pesar de las perturbaciones ambientales o pesqueras. Muchos de los stocks sobreexplotados que tienen una recuperación lenta se han relacionado con una baja resiliencia debido a la fuerte presión pesquera durante un largo periodo de tiempo. Un movimiento hacia niveles bajos de explotación ayudará a asegurar que la productividad de una población no se vea afectada por la alteración de su dinámica de puesta, es decir, el nivel presión que la pesca debe generar en una población debe de ser menor que la capacidad de resiliencia de dicha población para poder asegurar un mínimo de reclutamiento y conseguir perpetuar el stock en el tiempo o incluso mejorarlo. El objetivo de la gestión pesquera debe ser conservar el potencial reproductivo de una población a niveles suficientes para mantener o mejorar su resiliencia. Para conseguir esto, los mecanismos actuales de gestión deben empezar a considerar los factores que determinan la productividad de los stocks explotados, como el caso de los factores maternos.

#### **4.7.Cambio climático y pesca**

Las perturbaciones ambientales como el cambio climático pueden interactuar con la presión pesquera, llevando a stocks con su resiliencia erosionada a niveles de sobreexplotación o a la falta de recuperación de aquellos ya sobreexplotados. Los cambios en las variables ambientales (temperatura, salinidad) afectarán al metabolismo del individuo, provocando cambios en su biología y en su forma de gestionar los recursos energéticos, afectando de forma significativa a la fecundidad, calidad del huevo, calidad larvaria y la viabilidad de la puesta. El clima y la presión pesquera sobre los stocks son capaces de cambiar la demografía de una población y sus consecuencias en el reclutamiento, por lo que la importancia de los efectos maternos es aún más elevada en situaciones de estrés ambiental, como el provocado por el cambio climático.

#### **4.8.Epílogo**

Los impactos que genera la pesca sobre la dinámica reproductiva son evidentes, pero no se ha llegado a cuantificar que magnitud en verdad tienen esos impactos, ya que no se sabe cuanta dinámica reproductiva se ve afectada (cambios en la edad de madurez, cambios en el crecimiento, talla, lugar de desove o momento del desove) antes de que la población se vea seriamente afectada llegando incluso al colapso y el consecuente cierre de la pesquería. Por ello, es imprescindible, desde el punto de vista de la gestión, conocer la dinámica del potencial reproductivo a escala demográfica, temporal y espacial para poder evaluar los efectos que generan los rasgos parentales sobre el futuro de los huevos y larvas, que al fin y al cabo son los que definen el reclutamiento y el futuro de la población.



## 5. CONCLUSIONES

En base a los resultados obtenidos en este estudio se han determinado las conclusiones:

- Es de vital importancia analizar la serie histórica de las diferentes especies que impliquen un interés comercial, ya que se podrán conocer los diferentes patrones que sigue la población y que efectos tienen los agentes externos hacia ellas.
- En este estudio se ha demostrado que existen efectos maternos (talla, peso eviscerado, factor de condición) que influyen de manera determinante en la fecundidad potencial, fecundidad relativa y diámetro de los ovocitos. Además, estos efectos maternos afectarán en un futuro a la producción total de huevos y a su vez al reclutamiento.
- Se analizaron las propiedades de los huevos, donde también se vieron reflejados los efectos maternos (talla, peso eviscerado y factor de condición).
- Como recomendación, es importante que, para la estimación de la producción total de huevos, se debe de calcular la fecundidad de forma anual y no por periodos, con el objetivo de que el cálculo de la producción total de huevos sea más exacto y por lo tanto el cálculo del reclutamiento sea más sencillo. Además, es imprescindible incluir en los modelos de producción de huevos los factores que determinan el potencial reproductivo, ya que hasta la fecha no se estaban teniendo en cuenta.
- Se ha modelado la relación del reclutamiento en función de la producción de huevos, definiendo la relación stock reclutamiento. Esta relación es la clave para conocer y predecir la futura dinámica de la población y así poder facilitar un asesoramiento seguro sobre la pesca y poder definir así puntos de referencia biológicos.
- Como en todas las pesquerías, el factor pesca es la piedra angular, es decir, hay que controlar perfectamente la dinámica de una población (relación stock – reclutamiento) para poder generar predicciones seguras, ya que la pesca depende de la producción de la población, y esta a su vez depende del potencial reproductivo de las especies.
- Otra recomendación, aunque más complicada, es que la gestión se haga en especies por separado, es decir, no agrupar dos especies diferentes como si fuese una misma para valores de abundancias o biomásas, ya que no todas las especies, por muy similares que sean tienen unas características diferentes y que, por lo tanto, hay que gestionar de forma individual.



## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Akenhead, S. A. (1986). Water retention over Flemish Cap. En: The role of fresh water out flow in coastal marine ecosystems (Ed. S. Skreslet): 283-293. NATO Adv. Sci. Inst. Ser. 67, 453 pp. New York.
- Anderson, C. N., C. H. Hsieh, S. A. Sandin, R. Hewitt, A. Hollowed, J. Beddington, R. M. May, and G. Sugihara. (2008). Why fishing magnifies fluctuations in fish abundance. *Nature* 452:835–839.
- Aranzábal, M.C.U., Grier, H.J., De la Rosa Cruz, G., Alarcón, A.G., (2009). Modifications in ovarian and testicular morphology associated with viviparity in teleosts. In: Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and Bony Fishes). B.G.M. Jamieson (ed.). Science Publishers, Enfield, p. 25-84.
- Armstrong MJ, Witthames PR. (2012). Developments in understanding of fecundity of fish stocks in relation to egg production methods for estimating spawning stock biomass. *Fish. Res.* 117/118: 35–47.
- Armstrong, M. P., Dean, M. J., Hoffman, W. S., Zemeckis, D. R., Nies, T. A., Pierce, D. E., Diodati, P. J., and McKiernan, D. J. (2013). The application of small scale fishery closures to protect Atlantic cod spawning aggregations in the inshore Gulf of Maine. *Fish. Res.* 141: 62–69. doi:10.1016/j.fishres.2012.09.009.
- Bagenal TB. (1969). The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 1: 167–182.
- Barsukov, V. V., Litvinenko, N. I. y Serebryakov, V. P. (1985). Manual for the identification of redfish species of the north Atlantic and adjacent areas. Canadian Translation of Fisheries and Aquatic Sciences 5168, 3–28 (original in Russian. Kalingrad. Ministry of Fisheries of the U.S.S.R, 1984).
- Berkeley, S.A., Hixon, M.A., Larson, R.J., Love, M.S., (2004). Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisheries* 29, 23–32.
- Beverton, R.J.H., Holt, S.J., (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Inv. Ser.* 2, Sea Fish. 19, 1–533.
- Birkeland, C., Dayton, P.K., (2005). The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends Ecol. Evol.* 20, 356.
- Boehlert, G. W., W. H. Barss y P. Lamberton (1982). Fecundity of the widow rockfish, *Sebastes entomelas*, off the coast of Oregon. *U.S. Fish. Bull.*, 80: 881-884.
- Borovkov, V. A., Vaskov, A. A., and Karsakov, A. L. (2006). The impact of water circulation on the year-class abundance dynamics of redfish and cod on the Flemish Cap. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science*, 37: 127–134.

- Bowers, M. J. (1992) Annual reproductive cycle of oocytes and embryos of yellowtail rockfish *Sebastes flavidus* (Family Scorpaenidae). U.S. Fish. Bull., 90(2): 231-243.
- Casas J.M & D. González. – (2005). Results from Bottom Trawl Surveys in Flemish Cap of July 2004. NAFO SCR Doc., 05/35.
- Chambers RC, Leggett WC (1996) Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes. *Am Zool* 36:180–196.
- Chen, L. (1971) Systematics, variation, distribution and biology of rockfishes of the subgenus *Sebastomus* (*Sebastes*, Scorpaenidae). *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 18: 1-115.
- Corlett J. (1964). Fecundity of redfish from East Greenland. *Annales Biologiques* 19, 78 pp.
- Cushing, D.H. (1996). Towards a science of recruitment in fish populations. Ecology Institute, Oldendorf, Germany.
- Danylchuk AJ, Fox MG (1994) Age and size-dependent variation in the seasonal timing and probability of reproduction among mature female pumpkinseed, *Lepomis gibbosus*. *Environ Biol Fishes* 39:119–127.
- Duarte, C. M. y Alcaraz, M. (1989). To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia* 80(3): 401–404. doi:10.1007/BF00379043.
- Duffosse, A. (1874) Reserches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les poissons d'Europe, et sur les organes producteurs de ces phénomènes acoustiques, ainsi que sur les appareils de l'audition de plusieurs de ces animaux. *Ann. Sci. Nat. (Zoo.) Paris, Ser 5*, 19(5): 1-134.
- Einum S, Fleming IA (1999) Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 266:2095–2100.
- Elgar MA (1990) Evolutionary compromise between a few large and many small eggs—comparative evidence in teleost fish. *Oikos* 59:283–287.
- Evans, R. R. (1968) Absence of myoglobin in the sonic muscles of two species of sea-robins, *Prionotus* (Triglidae). *Copeia*, 4.
- Fisher R, Sogard SM, Berkeley SA (2007) Trade-offs between size and energy reserves reflect alternative strategies for optimizing larval survival potential in rockfish. *Mar Ecol Prog Ser* 344:257–270.

- Frank, K. T., Carscadden, J. E., y Simon, J. (1996). Recent excursions of capelin (*Mallotus villosus*) to the Scotian Shelf and Flemish Cap during anomalous hydrographic conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 1473–1486.
- Gainer, H. & J. E. Klancher (1965) Neuromuscular junctions in a fast-constriction fish muscle. *Comp. Bioch. Physiol.*, 15: 159-165.
- Gilbert, D.J. (1997). Towards a new recruitment paradigm for fish stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 969–977.
- Gillet C, Dubois JP, Bonnet S (1995) Influence of temperature and size of females on the timing of spawning of perch, *Perca fluviatilis*, in Lake Geneva from 1984 to 1993. *Environ Biol Fishes* 42:355–363.
- Green, B. S. (2008). Maternal effects in fish populations. *Adv. Mar. Biol.* 54: 1–105. doi:10.1016/S0065-2881(08)00001-1.
- Grier, H.J., Aranzábal, M.C.U., Patiño, R., (2009). The ovary, folliculogenesis, and oogenesis in teleosts. In: *Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and Bony Fishes)*. B.G.M. Jamieson (ed.). Science Publishers, Enfield, p. 25-84.
- Gunderson DR. (1977). Population biology of Pacific Ocean perch, *Sebastes alutus*, stocks in the Washington-Queen Charlotte Sound region, and their response to fishing. *Fish. Bull.* 75: 369–403.
- Gunderson DR (1980). Using r-K selection theory to predict natural mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 2266-2271.
- Guraya SS. (1986). The cell and molecular biology of fish oogenesis. *Monographs in Developmental Biology* 18. Karger, Basel, 223 pp.
- Gwinn, D. C., Allen, M. S., Johnston, F. D., Brown, P., Todd, C. R., and Arlinghaus, R. (2013). Rethinking length-based fisheries regulations: The value of protecting old and large fish with harvest slots. *Fish and Fisheries*.
- Haldorson L, Love M (1991) Maturity and fecundity in the rockfishes, *Sebastes* spp., a review. *Mar Fish Rev* 53: 25–31
- Hallacher, L. E. (1974) The comparative morphology of extrinsic gasbladder musculature in the scorpionfish genus *Sebastes* (Pisces: Scorpaenidae). *Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4*, 40(3): 59-86.
- Hidalgo, M., Olsen, E. M., Ohlberger, J., Saborido-Rey, F., Murua, H., Piñeiro, C., and Stenseth, N. C. (2014). Contrasting evolutionary demography induced by fishing: the role of adaptive phenotypic plasticity. *Ecol. Appl.* 24(5): 1101–1114.
- Hilborn, R., y Walters, C.J. (1992). *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, New York.



- Hislop JFG. (1988). The influence of maternal length and age on the size and weight of the eggs and the relative fecundity of the haddock, *Melanogrammus aeglefinus*, in British waters. *J. Fish Biol.* 32: 923–930.
- Hsieh CH, Reiss CS, Hunter JR, Beddington JR, May RM, Sugihara G (2006) Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature* 443:859–862 <http://doi.org/10.7773/cm.v41i2.2500>.
- Hunter JR, Macewicz BJ. (1985). Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: Lasker R (ed.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax**. NOAA Tech. Rep. 36: 79–93.
- Hureau, J-C. y N.I. Litvinenko (1984) *Scorpaenidae*. En: *Fishes of the North – Eastern Atlantic and the Mediterranean* (Ed. Whitehead et al.): 1211 – 1227. UNESCO.
- Hutchings, J. A., D. P. Swain, S. Rowe, J. D. Eddington, V. Puvanendran, and J. A. Brown. (2007). Genetic variation in life-history reaction norms in a marine fish. *Proceedings of the Royal Society B* 274:1693–1699.
- Jakobsen, T. y Ajiad, A. (1999). Management implications of sexual differences in maturation and spawning mortality of Northeast Arctic cod. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 25: 125–131. doi:10.2960/J.v25.a11.
- Jorgensen, T. (1990). Long-term changes in age at sexual maturity of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES J. Mar. Sci.* 46: 235–248. doi:10.1093/icesjms/46.3.235.
- Kelly, G.F. y Wolf, R.S., (1959). Age and growth of the redfish (*Sebastes marinus*) in the Gulf of Maine. *Fish. Bull.* 60, 1-31
- Kjesbu OS, Klungsoyr J, Kryvi H, Witthames PR, Greer Walker M. (1991). Fecundity, atresia and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2333–2343.
- Konstantinov, K. G. (1970). On the appropriateness of the Flemish Cap cod stock for experimental regulation of a fishery. *ICNAF Redbook*, Part III: 49–55.
- Koya Y, Hamatsu T, Matsubara T. (1995). Annual reproductive cycle and spawning characteristics of the female kichiji rockfish *Sebastes macrochir*. *Fish. Sci.* 61: 203–208.
- Kraus G. (2002). Variability in egg production of cod (*Gadus morhua callarias* L.) in the central Baltic Sea. PhD thesis, University of Kiel, Germany, 91 pp.
- Kudlo, B. P., Borovkov, V. A., & Sapronetskaya, N. G. (1984). Water circulation patterns on Flemish Cap from observations in 1977– 1982. *NAFO Scientific Council Studies*, 7: 27–37.

- Kurita y Meier S, Kjesbu OS. (2003). Oocyte growth and fecundity regulation by atresia of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in relation to body condition throughout the maturation cycle. *J. Sea Res.* 49: 203–219.
- Lambert, T. C. (1987). Duration and intensity of spawning in herring *Clupea harengus* as related to the age structure of the population. *Marine Ecology Progress Series* 39:209- 220.
- Lambert, y Dutil, J.-D., (2000). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 815-825.
- Lilly, G. (1983). The food of cod on Flemish Cap in winter 1983. NAFO Scientific Council Research Document, 83/VI/65.
- Love MS, Johnson K. (1998). Aspects of the life histories of grass rockfish, *Sebastes rastrelliger*, and brown rockfish, *S. auriculatus*, from Southern California. *Fish. Bull.* 97: 100–109.
- Love, M.S., Yoklavich, M., Thorsteinson, L., (2002). *The Rockfishes of the Northeast Pacific*. University of California Press. 404 p.
- Lowerre-Barbieri, S., Villegas-Ríos, D., Walters, S., Bickford, J., Cooper, W., Muller, R., and Trotter, A. (2014). Spawning site selection and contingent behavior in common snook, *Centropomus undecimalis*. *PLoS One* 9(7). doi:10.1371/journal.pone.0101809.
- Lubenz, E., Young, G., Bobe, J., Cerdà, J., (2010). Oogenesis in teleosts: How fish eggs are formed. *Gen. Comp. Endocrinol.* 165, 367-389.
- Lucero & (2008) Maternal effects and time to recovery. *Bull Mar Sci* 83: 217–234.
- Mace, P.M. (1994). Relationship between common biological reference points used as thresholds and targets for fisheries management strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51(1): 110–122. doi:10.1139/ f94-013.
- Magnússon J y Magnússon JV. (1995). Oceanic redfish (*Sebastes mentella*) in the Irminger Sea and adjacent waters. *Sci. Mar.* 59: 241–254.
- Marshall, C. T., Kjesbu, O. S., Yaragina, N. a, Solemdal, P., & Ulltang, Ø. (1998). Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(7), 1766–1783. <http://doi.org/10.1139/f98-062>.
- Marshall, D. J., Heppell, S. S., Munch, S. B., & Warner, R. R. (2010). The relationship between maternal phenotype and offspring quality: Do older mothers really produce the best offspring? *Ecology*, 91(10), 2862–2873. <http://doi.org/10.1890/09-0156.1>.

- Marshall, D. J., R. Bonduriansky, & L. F. Bussiere. (2008b). Offspring size variation within broods as a bet-hedging strategy in unpredictable environments. *Ecology* 89:2506–2517.
- Marshall, N. B. (1965) Systematic and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini, Teleostei). *Deep-Sea Res.*, 12(3).
- Marteinsdottir G & Begg GA (2002). Essential relationships incorporating the influence of age, size and condition on variables required for estimation of reproductive potential in Atlantic cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 235: 235–256.
- Marteinsdottir G, Thorarinsson K (1998) Improving the stock- recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. *Can J Fish Aquat Sci* 55:1372–1377.
- Marteinsdottir, G., Steinarsson, A., (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *J. Fish Biol.* 52, 1241–1258.
- Matsubara, K. (1943) Studies on the Scorpaenoid fishes of Japan. *Trans. Sigenkagaku Kenkyusyo*, 1, 486 pp.
- Mayo, R.K., (1993). Historic and recent trends in the population dynamics of redfish, *Sebastes fasciatus* Storer, in the Gulf of Maine-Georges Bank region. *NMFS, Northeast Fish. Sci. Cent. Ref. Doc.* 93-03, 24 p.
- Mayo, R.K., Burnett, J., Smith, T.D., Muchant, C.A. (1990). Growth-maturation interactions of Acadian redfish (*Sebastes fasciatus* Storer) in the Gulf of Maine-Georges Bank region of the Northwest Atlantic. *J. Cons. int. Explor. Mer* 46, 287–305.
- McCormick, M. I. (2006). Mothers matter: Crowding leads to stressed mothers and smaller offspring in marine fish. *Ecology*, 87(5), 1104–1109.  
[http://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1104:MMCLTS\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1104:MMCLTS]2.0.CO;2).
- Mehault, S., Domínguez-Petit, R., Cerviño, S., & Saborido-Rey, F. (2010). Variability in total egg production and implications for management of the southern stock of European hake. *Fisheries Research*, 104(1–3), 111–122.  
<http://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.03.019>.
- Morgan MJ (2003) Variation with age in the timing and duration of spawning in American plaice. *J Fish Biol* 62:464–473.
- Morgan, M. J. (2008). Integrating reproductive biology into scientific advice for fisheries management. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 41(2003): 37–51. doi:10.2960/J.v41.m615.
- Morgan, M. J., and Bowering, W. R. (2004). Is there mixing of American plaice populations in the Flemish pass? *NAFO Scientific Council Research Document*, 04/62.

- Morgan, M. J., Perez-Rodriguez, A., Saborido-Rey, F., y Marshall, C. T. (2011). Does increased information about reproductive potential result in better prediction of recruitment? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(8), 1361–1368. <http://doi.org/10.1139/f2011-049>
- Moser, H.G., E. H. Ahlstrom y E. M. Sandknop (1977) Guide to the identification of scorpionfish larvae (Family Scorpaenidae) in the Eastern Pacific with comparative notes on species of *Sebastes* and *Helicolenus* from other oceans. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ., 402, 71 pp.
- Murawski, S. a., Brown, R., Lai, H., Rago, P. J., and Hendrickson, L. (2000). Large-scale closed area as a fishery tool in temperate marine systems: the Georges Bank experience. *Bull. Mar. Sci.* 66(3): 775–798.
- Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, Witthames PR, Thorsen A, Junquera S. (2003). Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 33: 33–54.
- Murua, H., Saborido-Rey, F., (2003). Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 33, 23-31.
- Myers, R.A., and Barrowman, N.J. (1996). Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish. Bull. U.S.* 94: 707–724
- Needle, C.L., (2002). Recruitment models: diagnosis and prognosis. *Rev. Fish Biol. Fish.* 11, 95–111.
- Norton, E. C., R. B. MacFarlane, y M. S. Mohr. (2001). Lipid class dynamics during development in early life stages of shortbelly rockfish and their application to condition assessment. *Journal of Fish Biology* 58:1010-1024.
- Ohlberger, J., Thackeray, S. J., Winfield, I. J., Maberly, S. C., y Vøllestad, L. A. (2014). When phenology matters: age-size truncation alters population response to trophic mismatch. *Proc. Biol. Sci.* 281(1793): 20140938 – . doi:10.1098/rspb.2014.0938
- Olsen, E.M., Heino, M., Lilly, G.R., Morgan, M.J., Brattey, J., Ernande, B., y Dieckmann, U. (2004). Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature (London)*, 428(6986): 932–935. doi:10.1038/nature02430. PMID:15118724.
- Patiño, R., Sullivan, C.V., (2002). Ovarian follicle growth, maturation, and ovulation in teleost fish. *Fish Physiol. Biochem.* 26, 57-70.
- Pérez-Rodríguez, A., Koen-Alonso, M., y Saborido-rey, F. (2012). Changes and trends in the demersal fish community of the Flemish Cap, Northwest Atlantic, in the period 1988-2008. *ICES Journal of Marine Science*, 69(5), 902–912. <http://doi.org/10.1093/icesjms/fss019>
- Philippi T, Seger J (1989) Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends Ecol Evol* 4:41–44

- Phillips, J.B. (1957). A review of the rockfishes of California. Fish Bull., 104 ,158 pp.
- Phillips, J. B. (1964) Life history studies on ten species of rockfish (Genus Sebastodes). Calif. Dep. Fish Game, Fish Bull., 126, 70 pp.
- Pikanowski, R.A., Morse, W.W., Berrien, P.L., Johnson, D.L., McMillan, D.G., (1999). Essential fish habitat source document: Redfish, *Sebastes* spp., life history and habitat characteristics. NOAA Tech. Memo. NMFS-NE-132, 19 p.
- Raitt DFS, Hall WB. (1967). On the fecundity of the redfish. J. Cons. Int. Explor. Mer 31: 237–245.
- Rideout, R. M. and Morgan, M. J. (2007). Major changes in fecundity and the effect on population egg production for three species of north-west Atlantic flatfishes. J. Fish Biol. 70: 1759–1779. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01448.x.
- Rideout, R.M., Rose, G.A., Burton, M.P.M., (2005). Skipped spawning in female iteroparous fishes. Fish. 6, 50-72
- Roff DA (1992) The evolution of life histories. Chapman y Hall, New York
- Roff, D. (2002). Life History Evolution. Sinauer Associates.
- Saborido-Rey, F. (1994). El género *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) en el Atlántico Norte: identificación de especies y poblaciones mediante métodos morfométricos; crecimiento y reproducción de las poblaciones en Flemish Cap. Tesis Doctoral, 1829. Retrieved from <http://hdl.handle.net/10261/439>.
- Saborido-Rey, F. (2016). Fish Reproduction☆. Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences. Elsevier Inc. <http://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09708-6>
- Saborido-Rey F, Trippel EA. (2013). Fish reproduction and fisheries. Fish. Res. 138: 1–4.
- Saborido-Rey, F., Garabana, D., Cerviño, S., (2004). Age and growth of redfish (*Sebastes marinus*, *S. mentella*, and *S. fasciatus*) on the Flemish Cap (Northwest Atlantic). ICES J. Mar. Sci. 61, 231-242.
- Saborido-Rey, F., Murua, H., and Macchi, G. J. (2011). I Iberoamerican Symposium on Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Ciencias Mar. 37(4B): i – xii
- Saborido-Rey, F., Domínguez-Petit, R., Garabana, D., y Sigurðsson, Þ. (2015). Fecundity of *Sebastes mentella* and *Sebastes norvegicus* in the Irminger Sea and Icelandic waters. Ciencias Marinas, 41(2), 107–124.

- Salmon, H. y H. E. Winn (1966) Sound production by priacanthid fishes. *Copeia*, 4.
- Schultz ET, Clifton LM, Warner RR (1991) Energetic constraints and size-based tactics: The adaptive significance of breeding-schedule variation in a marine fish (Embiotocidae: *Micrometrus minimus*). *Am Nat* 138: 1408–1430
- Scott, W.B y M.G. Scott (1988) Atlantic fishes of Canada. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci*
- Secor, D. H. (2000). Spawning in the nick of time? Effect of adult demographics on spawning behavior and recruitment in Chesapeake Bay striped bass. *ICES Journal of Marine Science* 57:403-411.
- Shaw, F.R., Morado, J.F., Lowe, V.C., McDermott, S.F., (2012). An atlas of reproductive development in rockfishes, genus *Sebastes*. NOAA Professional Paper NMFS 14, 77 p.
- Shepherd, J.G., Pope, J.G., and Cousens, R.D. (1984). Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. *Rapp. P.-v- Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 185: 255–267.
- Sissenwine, M.P., y Shepherd, J.G. (1987). An alternative perspective on recruitment overfishing and biological reference points. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44(4): 913–918. doi:10.1139/f87-110.
- Sogard, S. M., Berkeley, S. A., y Fisher, R. (2008). Maternal effects in rockfishes *Sebastes* spp.: A comparison among species. *Marine Ecology Progress Series*, 360, 227–236. <http://doi.org/10.3354/meps07468>
- St.-Pierre, J.-F., de Fontaine, Y., (1995). Fecundity and reproduction characteristics of beaked redfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in the Gulf of St. Lawrence. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2059, 32 p.
- Stafford, D. M., Sogard, S. M., y Berkeley, S. A. (2014). Maternal influence on timing of parturition, fecundity, and larval quality in three shelf rockfishes (*Sebastes* spp.). *Aquatic Biology*, 21(1), 11–24. <http://doi.org/10.3354/ab00564>
- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Stein, M. (2005). Oceanography of the Flemish Cap and adjacent waters. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 37(February), 135–146. <http://doi.org/10.2960/J.v37.m652>
- Takahashi, H., Takano, K., Takemura, A., (1991). Reproductive cycles of *Sebastes taczanowskii*, compared with those of other rockfishes of the genus *Sebastes*. *Environ. Biol. Fishes* 30, 23-30.
- Templeman, W. y V. M. Hodder (1958) Variation with fish length, sex, stage of sexual maturity, and season in the appearance and volume of drumming muscles of swimbladder in the Haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L). *J. Fish. Res. Board Can.*, 15(3).

- Templeman, W., y Fleming, A.M. (1963). Distribution of *Lernaeocera branchialis* on cod as an indicator of cod movements in the Newfoundland area. ICNAF Special Publications, 4: 318–322.
- Tomkiewicz J, Morgan MJ, Burnett J, Saborido-Rey F. (2003). Available information for estimating reproductive potential of Northwest Atlantic groundfish stocks. J. Northw. Atl. Fish. Sci. 33: 1-21.
- Trippel, E.A., (1998). Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. Trans. Am. Fish. Soc. 127, 339–359.
- Trippel, E.A., Kjesbu, O.S., and Solemdal, P. (1997a). Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In Early life history and recruitment in fish populations. Edited by R.C. Chambers and E.A. Trippel. Chapman and Hall, New York. pp. 31–62.
- Trippel, E.A., Morgan, M.J., Fréchet, A., Rollet, C., Sinclair, A., An- nand, C., Beanlands, D., and Brown, L. (1997b). Changes in age and length at sexual maturity of Northwest Atlantic cod, haddock and pollock stocks, 1972–1995. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. No. 2157.
- Vallin, L., Nissling, A., (2000). Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*: implications for stock structure effects on recruitment. Fish. Res. 49, 21–37.
- Venturelli, P. A., B. J. Shuter, and C. A. Murphy. (2009). Evidence for harvest-induced maternal influences on the reproductive rates of fish populations. Proceedings of the Royal Society B 276:919–24.
- Wallace, R.A., Selman, K., (1981). Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Am. Zool. 21, 325-343.
- Ware DM, Tanasichuk RW (1989) Biological basis of maturation and spawning waves in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). Can J Fish Aquat Sci 46:1776–1784.
- Washington, B.B., W.N. Echmeyer y K.M. Howe (1984) Scorpaeniformes: relationships. En: Ontogeny and systematics of fishes (Ed. H. G. Moser etc.): 438 – 446. Amer. Soc. Ichtyol and Herpetol. Spec. Publ., 1, 760 pp.
- Wieland K, Jarre-Teichmann A, Horbowa K (2000) Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes and implications for recruitment. ICES J Mar Sci 57: 452–464.
- Wootton RJ. (1973). The effect of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. J. Fish Biol. 5: 89–96.
- Wootton, R. J. and Smith, C. (2014). Reproductive Biology of Teleost Fishes. Wiley-Blackwell.

- Wourms JP. (1981). Viviparity: The maternal–fetal relationships in fishes. *Am. Zool.* 21: 473–515.
- Wright PJ, Gibb FM (2005) Selection for birth date in North Sea haddock and its relation to maternal age. *J Anim Ecol* 74:303–312.
- Zemeckis, D. R., Dean, M. J., and Cadrin, S. X. (2014). Spawning Dynamics and Associated Management Implications for Atlantic Cod. *North Am. J. Fish. Manag.* 34: 424–442. doi:10.1080/02755947.2014.882456.







El Máster Internacional en GESTIÓN PESQUERA SOSTENIBLE está organizado conjuntamente por la Universidad de Alicante (UA), el Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente (MAGRAMA), a través de la Secretaría General de Pesca (SGP), y el Centro Internacional de Altos Estudios Agronómicos Mediterráneos (CIHEAM), a través del Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza (IAMZ).

El Máster se desarrolla a tiempo completo en dos años académicos. Tras completar el primer año (programa basado en clases lectivas, prácticas, trabajos tutorados, seminarios abiertos y visitas técnicas), durante la segunda parte los participantes dedican 10 meses a la iniciación a la investigación o a la actividad profesional realizando un trabajo de investigación original a través de la elaboración de la Tesis Master of Science. El presente manuscrito es el resultado de uno de estos trabajos y ha sido aprobado en lectura pública ante un jurado de calificación.

*The International Master in SUSTAINABLE FISHERIES MANAGEMENT is jointly organized by the University of Alicante (UA), the Spanish Ministry of Agriculture, Food and Environment (MAGRAMA), through the General Secretariat of Fisheries (SGP), and the International Centre for Advanced Mediterranean Agronomic Studies (CIHEAM), through the Mediterranean Agronomic Institute of Zaragoza (IAMZ),*

*The Master is developed over two academic years. Upon completion of the first year (a programme based on lectures, practicals, supervised work, seminars and technical visits), during the second part the participants devote a period of 10 months to initiation to research or to professional activities conducting an original research work through the elaboration of the Master Thesis. The present manuscript is the result of one of these works and has been defended before an examination board.*